

## **DEA de Sciences Cognitives**

Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales  
**Université Paris VI**  
Ecole Polytechnique  
Ecole Normale Supérieure

# ADAPTATION A DES CONFLITS SENSORIELS EN REALITÉ VIRTUELLE

Mémoire réalisé par **Iroise DUMONTHEIL**

Soutenu le 15 Septembre 2003

Directeur de stage: Professeur **Alain Berthoz**

Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action  
CNRS-Collège de France  
11, Place Marcelin Berthelot  
75231 Paris Cedex 01

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le professeur Alain Berthoz de m'avoir ouvert les portes de son laboratoire au Collège de France. J'ai pu assister à de nombreuses manifestations et rencontres scientifiques de grand intérêt, et je suis consciente d'avoir eu le privilège de pouvoir évoluer dans cette structure pluridisciplinaire qu'est le LPPA. Je remercie aussi le professeur Alain Berthoz de m'avoir permis de prendre le temps de choisir un domaine de recherche et des expériences intéressantes.

Merci aux membres de l'équipe navigation pour leurs conseils et les discussions variées partagées: Simon Lambrey, Matteo Mossio, Damien Paillé, Panagiota Panagiotaki, Manuel Vidal.

Merci aux Professeurs Tamar Flash, Larry Young, Jacques Droulez et Gilles Reymond pour leur aide sur certains points de l'analyse des résultats, et à Renée Bertin et Julien Diard pour une assistance informatique sur l'installation de réalité virtuelle.

Merci à tous les membres du LPPA pour leur gentillesse et disponibilité.

## TABLE DES MATIERES

### INTRODUCTION

<b>1. ADAPTATION ET MODELES INTERNES</b>	<b>1</b>
1.1. L'adaptation fonctionnelle	1
1.2. Modèle interne	2
<b>2. INTEGRATION SENSORIELLE ET ADAPTATION A DES CONFLITS SENSORI-MOTEURS</b>	<b>2</b>
2.1. Conflits visuo-proprioceptifs	3
2.2. Conflits visuo-vestibulaires	5
2.3. Locomotion	8
2.4. Un modèle générale de l'intégration sensorielle : le modèle de cohérence	9
<b>3. ADAPTATION DOUBLE</b>	<b>10</b>
3.1. Définition de l'adaptation double	10
3.2. Indices de contexte	11
3.3. Modèle en « feedback » ou « feedforward »	13
<b>4. PROBLEMATIQUE, PARADIGME EXPERIMENTAL</b>	<b>15</b>

### METHODE

<b>1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL</b>	<b>16</b>
1.1. La réalité virtuelle	16
1.2. Matériel et logiciel	16
1.3. Le monde virtuel	17
1.4. Contrôle des mouvements dans le monde virtuel	18
1.5. Introduction des conflits sensoriels	18
<b>2. PARTICIPANTS ET GROUPES EXPERIMENTAUX</b>	<b>19</b>
<b>3. PROCEDURE EXPERIMENTALE</b>	<b>19</b>
3.1. Déroulement de l'expérience	19
3.2. Conditions expérimentales	19
3.3. Protocole expérimental	20
<b>4. ANALYSE DES DONNEES</b>	<b>20</b>
4.1. Nombre de corrections	20
4.2. Profil de vitesse	21
4.3. Pic de vitesse	22

### RESULTATS

<b>1. GROUPE 1</b>	<b>23</b>
1.1. <b>Nombre de corrections</b>	<b>23</b>
1.1.1. Influence du gain	23
1.1.2. Influence du nombre de navigations	25
1.1.3. Influence du nombre de virages	25
1.1.4. Autres paramètres	26
1.2. <b>Etude des premiers pics de vitesse</b>	<b>26</b>
1.2.1. Influence du gain	26
1.2.2. Influence du nombre de navigations	28
1.2.3. Influence du nombre de virages	28
1.2.4. Normalisation des données	29
1.2.5. Autres paramètres	30
<b>2. GROUPE 2</b>	<b>30</b>
2.1. <b>Pré-test</b>	<b>30</b>
2.2. <b>Adaptation</b>	<b>30</b>
2.2.1. Pic de vitesse	30
2.2.2. Nombre de corrections	33
2.3. <b>Post-test</b>	<b>34</b>
2.3.1. Pic de vitesse	34
2.3.2. Nombre de corrections	35

### DISCUSSION

36

### CONCLUSION

40

### BIBLIOGRAPHIE

42

L'adaptation est une caractéristique des organismes, qu'ils soient simples ou complexes, qui consiste en une modification des paramètres de leur fonctionnement de manière à répondre au mieux à des changements de l'environnement. Cette étude portera sur l'adaptation de sujets humains à des conflits sensori-moteurs.

Lors de la locomotion et de la navigation, des informations sur le mouvement propre d'un individu dans son environnement lui sont fournies par des systèmes sensoriels et moteurs spécialisés : la vision, le système vestibulaire, la proprioception, l'efférence motrice. Dans certaines situations, comme durant la croissance de l'individu ou lors d'un déplacement dans un véhicule, ces informations peuvent être en conflits, i.e. non cohérentes, et l'individu doit alors s'adapter à ces nouvelles conditions. L'adaptation passe par une modification des modèles internes, c'est-à-dire de modèles prédictifs construits par le système nerveux au cours du développement dans le but de faciliter, entre autres mécanismes de traitement de l'information, l'intégration sensorielle.

Il est possible de recréer expérimentalement des conditions de conflits sensori-moteurs. On peut alors étudier l'adaptation des individus dans des tâches motrices variées et donc parallèlement la recalibration de l'intégration sensori-motrice.

Des paradigmes d'adaptation double permettent de surcroît le stockage de deux ou plus configurations adaptatives de modèles internes au lieu d'avoir une adaptation à une situation en conflit puis réadaptation à une situation normale. Une telle adaptation double est liée au contexte, c'est-à-dire qu'une configuration sensori-motrice sera utilisée dans un contexte, et une autre configuration sera utilisée dans un contexte différent. Les indices de contexte permettant de déterminer dans quel contexte l'individu se trouve sont donc importants, mais on ne sait pas si ils suffisent à l'individu pour qu'il passe dans la configuration sensori-motrice adéquate.

### **1. ADAPTATION ET MODELES INTERNES**

#### **1.1. L'adaptation fonctionnelle**

L'adaptation peut être définie comme un changement semi-permanent de la perception ou de la coordination perceptuomotrice qui sert à réduire ou éliminer une divergence enregistrée entre ou au sein d'une modalité sensorielle ou les erreurs comportementales induites par cette divergence.

Une adaptation fonctionnelle modifie une ou plusieurs fonctions perceptuo-motrices et/ou cognitives. Elle correspond le plus souvent à une reconfiguration dynamique des réseaux et permet au système nerveux central de démontrer une grande flexibilité lors de changements dans l'environnement ou de modifications des buts poursuivis. Le type d'adaptation fonctionnelle qui nous intéressera ici est l'adaptation à des conflits entre des messages provenant de différentes modalités sensorielles.

La perception de la position de cibles visuelles dépend à la fois d'informations rétinienne et extra-rétiniennes. La stimulation rétinienne et la stimulation des organes vestibulaires ont toutes deux une influence sur le contrôle oculomoteur, qui, à son tour, influence la perception et le comportement pendant la navigation dans l'espace. Les relations entre ces variables sont adaptatives, c'est-à-dire que l'organisme peut apprendre de nouvelles règles pour ces relations lorsqu'il est dans une condition qui lui permet d'interagir avec l'environnement. Ces processus adaptatifs sont tels qu'un organisme peut apprendre à fonctionner correctement dans un environnement qui n'est pas son environnement d'origine, dans lequel l'espèce a évolué et l'individu s'est développé. Les règles qui relient différents systèmes sensoriels ou moteurs forment des modèles internes.

### **1.2. Modèle interne**

Pour contrôler des mouvements dirigés vers une cible, il est nécessaire de transformer les caractéristiques spatiales de la cible ou du but du mouvement en une séquence appropriée d'activations musculaires. Des études du cervelet ont permis dans la première moitié du XX<sup>ème</sup> siècle de montrer que le cervelet avait pour fonction de permettre aux animaux de réaliser des mouvements fluides et précis, et cela même à grande vitesse et sans un retour visuel (Ito, 2002). Il est impossible de générer des mouvements coordonnés rapides et fluides seulement par des mécanismes de contrôle en retour car, dans les systèmes de contrôle moteur biologiques, les délais associés à des boucles en retour sont longs. Il est donc nécessaire d'utiliser des modèles internes prédictifs du système moteur au cours de ces computations.

Les modèles internes dans le cerveau doivent être développés au cours d'un apprentissage moteur dans le but de permettre une adaptation à des changements dus à la croissance d'objets contrôlés tels que les mains, les jambes ou le torse ou à la variabilité imprévisible du monde extérieur. De part sa plasticité synaptique, ses nombreuses entrées sensorielles et le grand nombre de cellules granulaires qu'il contient, le cervelet répond aux exigences requises d'un lieu de stockage des modèles internes (Kawato and Gomi, 1992). En effet dans les années 80, la dépression à long terme (LTP) a été découverte et considérée comme un phénomène de plasticité cellulaire sous-tendant la mémorisation dans le cervelet, et dès cette époque une approche computationnelle a été utilisée pour tenter de modéliser les fonctions de système de contrôle du cervelet (Ito, 2002).

## **2. INTEGRATION SENSORIELLE ET ADAPTATION A DES CONFLITS SENSORIMOTEURS**

L'orientation spatiale durant des tâches de navigation ou de locomotion nécessite une mise à jour dynamique des représentations des relations entre le corps et l'environnement. Ceci repose sur une intégration centrale des informations multisensorielles, mais aussi sur la comparaison des signaux sensoriels et des trajectoires projetées. Trois modalités sensorielles principales sont impliquées dans ces processus : la vision, le système vestibulaire, et la proprioception. De plus, les copies efférentes des signaux moteurs

contribuent aussi à la mise à jour des représentations spatiales pendant la navigation (Berthoz and Viaud-Delmon, 1999). Il est possible de mettre des sujets dans des conditions telles qu'il y a un conflit entre les entrées sensorielles et les retours moteurs, ce qui les oblige à s'adapter et ainsi à modifier les paramètres des modèles internes mis en jeu.

Intégration multisensorielle et adaptation aux conflits sont liées puisque les modèles internes à la base de l'intégration sensorielle sont constamment corrigés de manière à s'adapter à des modifications de l'environnement, telles que les conflits sensoriels imposés lors d'expériences de psychophysique.

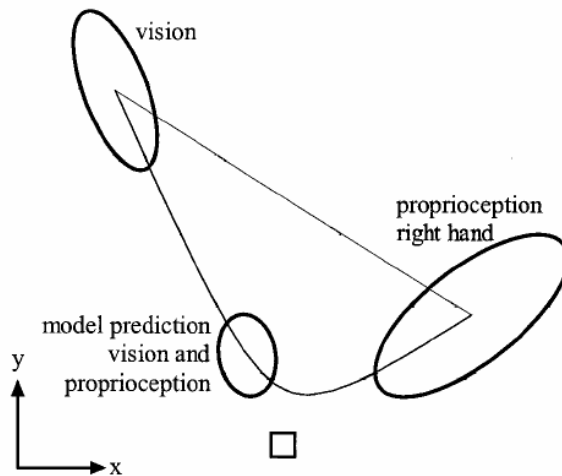
### **2.1. Conflits visuo-proprioceptifs**

Les conflits visuo-proprioceptifs ont pu être étudiés notamment en utilisant des prismes qui permettent de déformer l'information visuelle par rapport au réel. Pour obtenir un mouvement fluide et bien coordonné, il est important que les informations visuelles et proprioceptives soient en concordance. L'adaptation est très rapide lorsqu'il y a action, ce qui semble montrer que l'intégration entre espaces visuel et proprioceptif serait plutôt un processus dynamique (von Hofsten and Rosblad, 1988). En fait, il y aurait une recalibration constante de la proprioception par la vision, ce qui facilite l'adaptation, en particulier lors de la croissance de l'organisme. Cette recalibration permanente serait à l'origine en particulier des mouvements précis de la main des primates.

Un corollaire du fait que la proprioception se recalibre par rapport à la vision est que la vision semble être le système perceptif dominant. En effet lorsque la vision et la proprioception donnent des informations conflictuelles, i.e. lorsqu'une personne sent sa main dans une certaine position et la voit dans une autre, la proprioception cède le pas à la vision (Harris, 1963).

Harris a aussi montré que l'effet de l'adaptation lors d'une tâche mettant en jeu des prismes peut être transféré à tout type de cibles, quelle que soit leur modalité (son, direction, objet), mais qu'il n'y a que très peu de transfert vers la main non adaptée.

Par ailleurs, l'adaptation semble être un processus inconscient. Jakobson et Goodale (Jakobson and Goodale, 1989) ont observé que des sujets totalement informés sur les effets des prismes de 20 dioptries révélaient une adaptation significativement réduite par rapport à des sujets naïfs, donc la conscience du conflit freinerait plutôt l'adaptation. Dans le cas d'un déplacement de 5 dioptries, les sujets ne détectaient pas la présence d'une distorsion, ce qui montraient que bien qu'une adaptation soit observée après quelques essais, les sujets ne corrigeaient pas consciemment l'effet des prismes. Van Beers et al. (van Beers et al., 1999) ont proposé un modèle de l'intégration des informations proprioceptives et visuelles de position. Dans ce modèle l'intégration multisensorielle est basée sur une pondération des informations proprioceptives et visuelles en fonction de la direction, les poids étant liés à la précision de l'information unimodale (Figure 1), et a pu être confirmé par leurs expériences de pointage de cibles dans différentes conditions.



**Figure 1:** Illustration du modèle de Van Beers et al. pour l'intégration de l'information spatiale. Les deux larges ellipses représentent les ellipses de confiance de la distribution normale décrivant les résultats de la localisation visuelle et proprioceptive de la main droite. Leurs positions relatives ont été choisies pour correspondre avec les erreurs constantes généralement observées pendant l'expérience (une erreur vers la droite pour une cible proprioceptive et un dépassement pour une cible visuelle ; le carré représente la position hypothétique de la cible). La petite ellipse représente la prédiction du modèle pour la localisation sur la base d'informations proprioceptive et visuelles simultanées. Dans ce modèle, les informations visuelles et proprioceptives sont allouées des poids dépendants de la direction déterminés par la précision de l'information ( plus l'ellipse est mince dans une certaine direction, plus l'information est précise dans cette direction). La ligne courbe indique comment la position prédite varie lorsque les tailles relatives des ellipses unimodales varient tout en gardant des positions, formes et orientations constantes. Cette ligne dévie largement de la ligne droite reliant les centres des deux ellipses unimodales (van Beers et al., 1999).

Les résultats des expériences réalisées montrent en effet qu'une main vue n'est généralement pas localisée sur une ligne droite reliant les deux positions où elle est localisée sur la base de la vision ou de la proprioception seule. Van Beers et al. ont aussi pu prédire de quelque côté de la ligne droite se trouverait la position déterminée dans la condition bimodale sur la base de la précision des localisations en conditions unimodales. Van Beers et al. ont utilisé deux conditions dans lesquelles les sujets portaient des prismes qui déviaient l'entrée visuelle soit vers la droite soit vers la gauche. Les sujets s'adaptaient aux prismes en effectuant le trajet position de départ – cible pendant 10 secondes avec leur bras visible. Les résultats montrent qu'il y a eu une adaptation, visible par un décalage des positions de la cible indiquées par les sujets. Cependant les résultats de cette condition n'ont pas été exploitées totalement. Il aurait été intéressant de vérifier que l'ellipse correspondant à la proprioception ait été stable tandis que l'ellipse correspondant à la vision s'élargissait.

Martin et al. (Martin et al., 1996a) ont étudié l'adaptation du lancer de balles chez des sujets avec des lésions du cervelet portant des lunettes à prismes. Globalement ces sujets lésés ne s'adaptaient pas ou mal aux prismes. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'un rôle majeur du cervelet dans le stockage des modèles internes, proposée plus haut.

Le conflit visuo-perceptif peut aussi être créé par l'utilisation d'une plate-forme tournante permettant de soumettre les sujets à la force centrifuge et à la force de Coriolis. D'après Bourdin et al. (Bourdin et al., 2001) la proprioception semble suffisante pour qu'une adaptation complète soit faite à une force de Coriolis dans des tâches de pointage avec la main. Par contre elle ne suffit pas lorsqu'une force centrifuge est ajoutée, il est alors nécessaire d'avoir un retour visuel pour que l'adaptation soit achevée. D'après Bourdin et al., la force centrifuge exerce un effet modulateur, ce qui entraîne une dégradation de la représentation proprioceptive. Les sujets utilisent alors l'information visuelle pour détecter les erreurs de pointage et pour modifier les commandes motrices en conséquence. Cette hypothèse va bien dans le sens du modèle de Van Beers et al. puisqu'une information peu fiable est allouée un poids réduit lors de l'intégration sensorielle.

Ernst et Banks (Ernst and Banks, 2002) ont construit un modèle d'intégration visuo-haptique fonctionnant comme un estimateur de vraisemblance maximale, ce qui reprend encore la notion de fiabilité des informations d'une modalité. Ce modèle semble se comporter de manière similaire à des humains dans des tâches visuo-haptique. Dans ce modèle, la vision peut dominer la proprioception dans le cas où la variance associée à l'estimation visuelle est plus basse que celle associée à l'estimation haptique. D'autres recherches de cette équipe (Hillis et al., 2002) semblent montrer que si les informations obtenues à partir d'un seul indice sensoriel sont perdues lorsqu'elles sont combinées au sein d'une même modalité sensorielle, les informations de différentes modalités sont, elles, conservées quand on les combine.

## **2.2. Conflits visuo-vestibulaires**

Il a été observé que le système vestibulaire permet d'évaluer l'amplitude de rotations passives dans le noir. Par ailleurs il permet aussi de reproduire l'amplitude de ces rotations, sinon leur dynamique, en contrôlant activement la rotation par un joystick (Siegler et al., 2000).

Le réflexe vestibulo-oculaire (VOR) est considéré comme l'indicateur principal de l'entrée vestibulaire fonctionnelle. Ivanenko et al. (Ivanenko et al., 1998) ont étudié l'adaptation à des stimulations visuo-vestibulaires incohérentes pendant des rotations passives dans un environnement virtuel. En particulier, ils se sont concentrés sur la relation entre le VOR et la perception des rotations, et sur les changements induits par l'adaptation sur ces deux mesures. Les résultats ont montré que les stimulations visuo-vestibulaires incohérentes imposées aux sujets suffisaient à de nombreux sujets pour recalibrer les sorties vestibulaires au niveau perceptif mais n'était pas suffisantes pour recalibrer les sorties vestibulaires au niveau oculo-moteur. C'est-à-dire que la perception des angles en rotation dans le noir était modifiée, mais pas le gain du VOR. Un résultat intéressant de cette expérience est que les sujets ne se sont pas rendus compte du conflit visuo-vestibulaire bien que la différence entre les deux stimuli étaient du simple au double (gain 0.5), ce qui est à rapprocher des observations de la prise de conscience des conflits visuo-proprioceptifs.

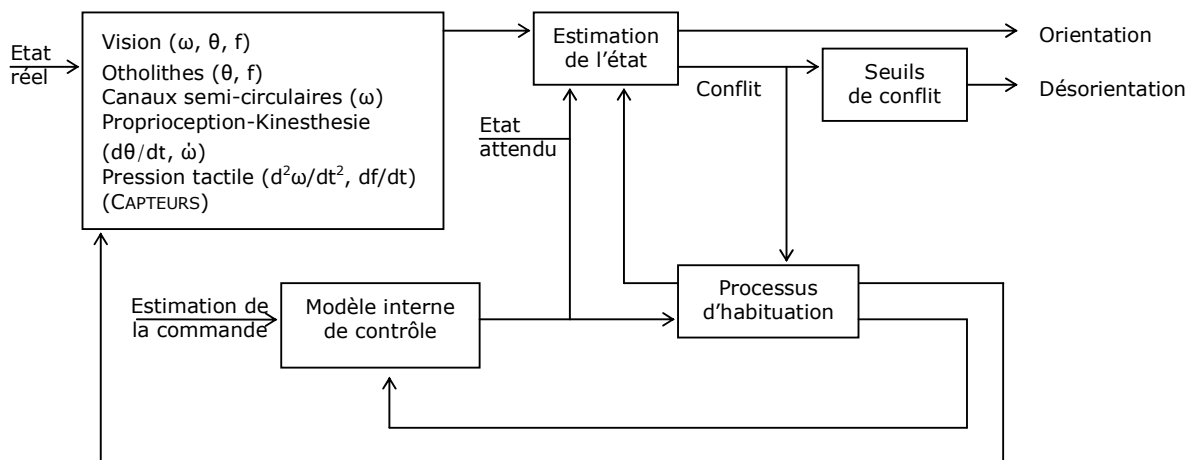


De manière similaire, Viaud-Delmon et al. (Viaud-Delmon et al., 2000) ont étudié l'adaptation en rotation passive des interactions visuo-vestibulaires à une situation de conflit. Les sujets étaient immergés à l'aide d'un casque virtuel dans une pièce carrée virtuelle. Ils réalisaient des rotations de 90° dans ce repère pendant 45 minutes, avec un conflit visuo-vestibulaire correspondant à un gain de 0.5 entre les deux modalités, i.e. une perception visuelle d'une rotation de 90° était associée à une perception vestibulaire d'une rotation de 180°. Avant et après cette période d'adaptation, l'évaluation par les sujets de rotations passives dans le noir était mesurée. Les résultats obtenus indiquent qu'il y avait une recalibration du système vestibulaire de telle manière qu'il devenait conforme à la vision.

Lambrey et Berthoz ont exposé des sujets à des conflits visuels-non visuels en utilisant un paradigme de réalité virtuelle (Lambrey and Berthoz, 2003). Il semble que les sujets pouvaient être divisés en trois groupes. Parmi les six sujets qui ont pris conscience du conflit sensoriel, trois reproduisaient les rotations mémorisées sur la base des informations visuelles, tandis que les trois autres se reposaient plutôt sur l'information non-visuelle. Quatre sujets n'ont pas pris conscience du conflit et semblaient passer des informations visuelles aux informations non-visuelles au cours de l'expérience. D'après Lambrey et Berthoz, ces résultats montrent que les sujets utilisent les informations conflictuelles différemment suivant leurs typologies perceptives individuelles (processus ascendants) et que ces typologies sont influencées par la prise de conscience du conflit (processus descendants). Par ailleurs ces résultats sont en faveur de l'hypothèse selon laquelle les conflits sensoriels pourraient être résolus par un processus de sélection de l'information d'une modalité sensorielle, et pas seulement pas un processus de pondération.

Par ailleurs, Lambrey et al. (Lambrey et al., 2002) ont pu observer que dans une certaine condition de conflit les sujets se basaient sur des informations visuelles lorsqu'on leur demandait de dessiner la trajectoire parcourue, tout en reproduisant les rotations sur la base d'informations non-visuelles lors de mouvements actifs les yeux fermés. Cette dissociation suggérerait que pour des simulations mentales du même trajet, il y ait au moins deux stratégies de stockage et de récupération du trajet mémorisé, utilisant soit les informations visuelles soit les informations non-visuelles suivant la tâche et le contexte sensoriel. On peut rapprocher ces résultats des hypothèses de Hillis et al., selon lesquels les informations de différentes modalités sont conservées même si on les combine (Hillis et al., 2002).

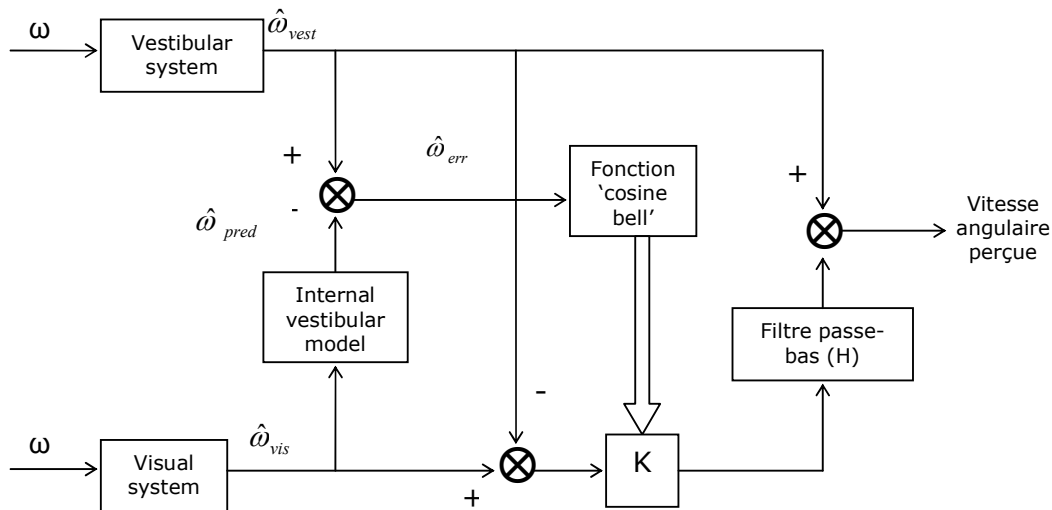
Young (Young, 1979) a proposé un modèle de la résolution des conflits pendant l'intégration multisensorielle (Figure 2). Il a monté des expériences au cours desquelles les sujets étaient exposés simultanément à des stimuli visuels et vestibulaires variés. Il a apparu que les sujets n'ajoutent pas simplement les réponses visuelles et vestibulaires indépendantes. D'après Young, les sujets n'adoptent pas non plus l'une ou l'autre des réponses.



**Figure 2 :** Représentation schématique du système d'orientation spatiale chez l'homme. Les variables géométriques sont assignées aux voies sensorielles qu'elles stimulent ( $\omega$ = vitesse angulaire,  $\theta$ = angle d'orientation par rapport à la verticale,  $f$ = accélération gravito-inertielle). ( tiré de (Young, 1979))

Ils passent plutôt alternativement de l'une à l'autre, adoptant en grande partie la réponse visuelle lorsque le signal vestibulaire est en concordance avec elles et adoptant la réponse vestibulaire lorsque les informations visuelles et vestibulaires sont en conflit significatif au niveau du signe ou qu'il y a une grande fréquence de changement de la rotation.

Young et Zacharias ont ensuite élaboré un modèle non-linéaire des conflits visuo-vestibulaires à partir de résultats de vection circulaire (Zacharias and Young, 1981) prenant en compte des entrées de la vision périphérique et du système vestibulaire pondérées en fonction du niveau de correspondance entre ces deux entrées. Dans ce modèle les entrées vestibulaires dominent la sensation dans les hautes fréquences. Telban et Cardullo (Telban and Cardullo, 2001) ont développé ce modèle en rajoutant une fonction « Cosine Bell » qui donne le gain en fonction de l'erreur visuo-vestibulaire. Cette fonction est telle que si l'erreur  $\omega_{err}$  est inférieure à 1, le gain  $K$  vaut 1. Si le conflit est réduit, c'est-à-dire si  $\omega_{err}$  est inférieur au seuil  $\epsilon$ , posé à 1.6 deg/sec pour des rotations horizontales,  $K$  est compris entre 0 et 1, s'approchant de 0 quand  $\omega_{err}$  tend vers  $\epsilon$ . Si l'erreur est supérieure au seuil,  $K$  est égal à zéro. Par ailleurs, Telban et Cardullo ont ajouté un filtre passe-bas du premier ordre permettant de rendre compte du fait que le système vestibulaire étant peu fiable à basses fréquences, c'est le système vestibulaire qui est alors dominant, et vice-versa (Figure 3).



**Figure 3:** Représentation simplifiée du modèle d'interaction visuo-vestibulaire pour les mouvements en rotation proposé par Telban et Cardullo (Telban and Cardullo, 2001). On peut résumer la vitesse angulaire perçue par

$$\hat{\omega} = \hat{\omega}_{vest} - H \times (K \times \hat{\omega}_{vest}) + H \times (K \times \hat{\omega}_{vis})$$

Brandt et al. (Brandt et al., 1998) ont obtenu à partir d'une expérience d'imagerie en PET des résultats en faveur de l'implication d'une inhibition réciproque entre les systèmes visuels et vestibulaires dans le mécanisme de perception multisensorielle du mouvement propre. Une telle interaction pourrait permettre de protéger la perception visuelle du mouvement propre de discordances vestibulaires potentielles dues à des accélérations de la tête involontaires pendant la locomotion. Cela pourrait faciliter un changement du poids alloué aux informations sensorielles en accordant la prépondérance à l'une ou l'autre des modalités sensorielles pendant la perception du mouvement propre. Cette inhibition réciproque pourrait être en quelque sorte une implémentation du facteur de gain K du modèle de Telban et Cardullo qui est tel que l'importance est donnée à l'une modalité aux dépens de l'autre.

### **2.3. Locomotion**

De Rugy et al. (de Rugy et al., 2001) ont étudié l'adaptation de la locomotion en translation. Les sujets avaient pour tâche de positionner leur pied sur une cible visible sur le sol pendant la marche dans un environnement virtuel. L'expansion optique de la cible pouvait être normale ou anormale. Les résultats montrent que lorsque la locomotion était ajustée dans le but de répondre à des contraintes spatiales spécifiques, le système utilisait deux variables informatives au lieu d'une, même si une seule variable aurait suffi. L'utilisation de variables multiples permet au système d'implémenter un principe de sécurité dans ses interactions avec l'environnement. D'après de Rugy et al. cette stratégie peut faciliter la gestion de variables conflictuelles.

Durgin et Pelah (Durgin and Pelah, 1999) ont eux aussi étudié une adaptation de la locomotion en translation. Il a été observé que des sujets courant sur des tapis de course avaient par la suite un contrecoup de l'adaptation tel qu'ils avançaient si on leur demandait

de courir sur place les yeux fermés. Cette adaptation peut avoir lieu même en absence de vision. Il semble donc que les coureurs dépendent d'attentes visuomotrices explicites, même en absence de vision, ce qui est en accord avec l'idée que de telles attentes sont normalement utiles pour prédire les résultats d'une action avant même de recevoir un retour visuel. Une modification de ces attentes visuelles peut par la suite avoir un effet sur des actions exécutées en absence de retour visuel.

D'autres études ont été faites d'adaptation de la locomotion, mais cette fois en intégrant un élément de rotation. Gordon et al. (Gordon et al., 1995) ont monté une expérience d'adaptation du contrôle de la trajectoire locomotrice en utilisant un tapis de course circulaire. Les sujets devaient marcher pendant une période prolongée selon une trajectoire circulaire sur un tapis de course tout en maintenant tête et tronc fixes dans l'espace et dans l'environnement visuel. De cette manière, l'information proprioceptive et les sorties locomotrices s'adaptaient en utilisant une nouvelle relation avec les entrées vestibulaires et visuelles et avec la position angulaire du tronc. Les résultats montrent qu'après 2-3 heures d'adaptation aucun des sujets ne pouvait marcher en ligne droite les yeux fermés, ils suivaient des trajectoires courbes. Gordon et al. ont pu constater que les sujets n'étaient pas conscients de réaliser de telles trajectoires. Les résultats obtenus avec les expérimentateurs ne sont pas significativement différents de ceux des sujets naïfs. Plus tard Weber et al. (Weber et al., 1998) ont introduit le terme « podokinétique » (« podokinetic ») pour décrire le système responsable de cette forme de contrôle sensori-moteur ascendant, et le terme de « podokinetic afterrotation » pour décrire les rotations observées après l'adaptation.

Il est intéressant de noter que des expériences de conflits sensoriels ont été menées sur des rats en locomotion. Les cellules de direction de la tête sont des neurones qui sont préférentiellement activées lorsque la tête du rat est dans une certaine direction. Les résultats montrent que les indices visuels exercent dans une telle situation un contrôle important mais incomplet sur la direction préférée des neurones, tandis que les indices inertiels avaient une influence faible mais significative (Zugaro et al., 2000).

#### **2.4. Un modèle général de l'intégration sensorielle : le modèle de cohérence**

Le modèle de cohérence est un modèle non-linéaire de l'intégration sensorielle. Une des hypothèses principales de ce modèle est que, pour chaque variable physique pertinente, le système nerveux central calcule une représentation centrale interne en combinant les informations directement données par un organe sensoriel spécifique et celles calculées indirectement à partir des représentations centrales d'autres variables physiques. Les signaux sensoriels ne sont pas utilisés pour directement estimer les variables pertinentes, mais pour estimer la discordance entre les estimations internes et les mesures, ces signaux contraignent les estimations internes des variables pertinentes. Le poids de ces contraintes dépend de leur fiabilité. Le cerveau a donc à construire un modèle interne de la fonction de transfert de la voie sensorielle qui, lorsqu'il sera appliqué aux estimations internes

pertinentes, pourra donner une prédiction de ce que le message sensoriel devrait être si les estimations internes étaient correctes. La comparaison entre le signal sensoriel et la prédiction interne est utilisée pour corriger les estimations internes (Droulez and Cornilleau-Pérès, 1993). La différence entre ces deux paramètres est donc une estimation de l'intensité du conflit sensoriel. Denise et al. (Denise et al., 1996) ont pu valider ce modèle en comparant, dans une condition connue pour provoquer la cinétose, l'intensité théorique de l'incohérence avec l'intensité des manifestations végétatives induites chez des sujets sains. La condition expérimentale consistait en des rotations sur un axe décalé de la verticale. Les résultats obtenus sont en faveur du modèle de cohérence. Il semble que le modèle de cohérence soit le seul pouvant expliquer quantitativement leurs résultats, notamment le délai d'apparence des symptômes végétatifs caractérisant la cinétose dans une telle expérience de rotations.

La cinétose, d'après la théorie du conflit sensoriel, semble être liée à l'intégration sensorielle, car elle serait causée par un conflit entre les informations apportées par les entrées sensorielles du mouvement propre et ce qui est attendu sur la base d'expériences passées. Une autre hypothèse de la cinétose est celle de l'instabilité posturale, mais par exemple, les résultats de Warwick-Ewans et al. sont plutôt en faveur de la théorie du conflit sensoriel (Warwick-Evans et al., 1998).

### **3. ADAPTATION DOUBLE**

#### **3.1. Définition de la « Dual adaptation »**

La plupart des études d'adaptation à des réarrangements sensoriels (par exemple des déplacements prismatiques) comportaient une ou deux périodes d'exposition à la distorsion séparées dans le temps. Chaque période d'exposition était immédiatement suivie par des tests des contrecoups négatifs de l'adaptation ("negative after-effects"). Ainsi par exemple dans des études d'adaptation visuo-motrice dans des tâches de pointage avec le bras, on a conclu que les modèles internes pouvaient être modifié pour répondre aux conflits, mais qu'une seule carte visuo-motrice existait à un instant donné, étant donné que les sujets avaient besoin de se réadapter à un environnement normal après une adaptation à un environnement modifié.

Welch et al. (Welch et al., 1993) firent l'hypothèse que faire alterner les sujets de manière répétée entre l'adaptation à un réarrangement sensoriel et la réadaptation à la vision normale -ou à un autre réarrangement sensoriel- ait pour conséquence de finalement rendre le processus adaptatif plus efficace. Ainsi lorsqu'on expose un sujet à la condition de perturbation pour la Nème fois, l'adaptation se ferait plus vite, une partie des paramètres correspondant à cette conditions ayant été « stockée » au fur et à mesure des expositions successives.

L'étude de Welch et al. confirma cette prédiction dans le cas d'une alternance d'adaptation et réadaptation à des déplacements prismatiques droit et gauche de 15 dioptries. Les auteurs appelèrent ce processus adaptation double (« dual adaptation ») et le

définirent comme "la capacité à s'adapter à un réarrangement sensoriel plus rapidement et/ou plus complètement après lui avoir été confronté de manière répétée" (Welch et al., 1993). Ainsi il a été montré qu'il est possible de stocker simultanément deux cartes visuo-motrices dans des conditions particulières d'adaptation. Cela a été confirmé dans différentes conditions expérimentales : mouvement de pointage du bras par dessin sur une tablette digitale et retour visuel présenté sur un écran et modifié par un gain de 0.5 ou 1.5 (Seidler et al., 2001), vision à travers des prismes (Martin et al., 1996b; Welch et al., 1993), gains de VOR variés (Shelhamer et al., 1992; Tiliket et al., 1993), « apparent concomitant motion » (ACM) (Post and Welch, 1998).

En somme, pour produire une adaptation double, il est nécessaire d'imposer aux sujets un paradigme d'alternance répétée entre adaptation et réadaptation à deux ou plusieurs conditions sensori-motrices, qui peuvent comprendre une condition correspondant à la situation écologique normale, ou uniquement des conditions modifiées. La période d'apprentissage peut être distribuée sur quelques heures ou quelques jours. Les expériences présentées par Welch et al. (Welch et al., 1998) utilisaient des périodes d'adaptation de quelques minutes pour chaque cycle, pour des études du réflexe vestibulo-oculaire. Ils ont pu observer un effet d'adaptation double lorsque les mouvements de rotation de la tête étaient actifs, tandis que l'effet n'était pas observé lorsque les sujets étaient passifs (assis sur une chaise).

Une étude récente a mis en jeu une adaptation de mouvements de déplacement de bras à des champs de force de directions opposées (Karniel and Mussa-Ivaldi, 2002). Les résultats montrent que les sujets n'ont pas été capable de construire les deux modèles correspondants et à passer de l'un à l'autre. Cependant, si dans une première étape les sujets ont bien été soumis aux deux champs de force opposés en alternance, six mouvements étaient mis en jeu. Il est donc possible de conclure de cette expérience que les mécanismes d'adaptation doubles sont limités à des tâches simples, ou bien nécessitent de bien plus longues périodes d'adaptation pour des tâches complexes.

### **3.2. Indices de contexte**

Welch et al. (Welch et al., 1993) ont postulé que l'adaptation double était grandement facilitée par l'association d'indices sensori-moteurs stables aux différentes conditions d'adaptation.

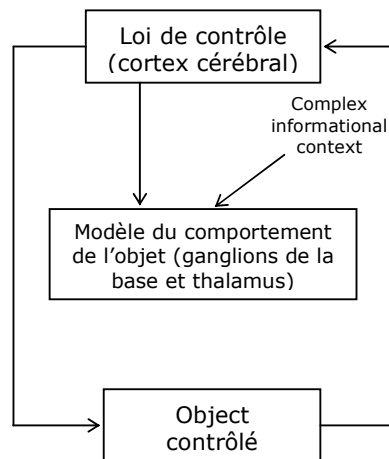
Seidler et al. (Seidler et al., 2001) ont pu réaliser une adaptation double dans une tâche de pointage du bras, et en comparant des conditions avec des indices différents ont conclu que les indices qui peuvent être associées efficacement avec un état adaptatif sont ceux qui font partie intrinsèque de la tâche demandée, i.e. dans cette expérience la position de la tête était un indice qui était plus efficacement lié à l'adaptation que la position du bras opposé ou l'orientation de la cible. D'après Seidler et al. il est probable que ces indices permettent toutefois une adaptation double si le temps d'exposition est suffisamment long.

Dans l'étude de Post et Welch (Post and Welch, 1998) sur l'"apparent concomitant motion" (ACM), les sujets s'adaptait à un mouvement visuel dans des directions opposées, chacune étant associée à une fréquence de rotation de la tête particulière. La phase d'adaptation durait 25 minutes, pendant lesquelles les sujets oscillaient leurs têtes à 2.0 Hz pendant 30 secondes et à 0.25 Hz pendant 2 minutes alternativement, pendant 10 cycles, tout en essayant de fixer un stimulus consistant en un point mobile qui pouvaient être décalé par l'expérimentateur de manière constante soit dans le même sens que la rotation de la tête soit dans le sens contraire. On testait ensuite les sujets aux mêmes deux fréquences pour déterminer si une adaptation spécifique au contexte, i.e. la fréquence de la condition, s'était établie. Les résultats de ces expériences montrent que l'ACM est bien sujette à l'adaptation double : un appariement répété entre une fréquence d'oscillation de la tête (0.25 ou 2.0 Hz) et une forme donnée de feedback visuel modifié (dans le même sens que la tête ou dans le sens contraire), a permis l'acquisition d'adaptation séparées pour chacune de ces deux situations.

Donderi et al. (Donderi et al., 1985) ont entraîné des sujets à pointer vers des cibles bleues ou rouges dont les images avaient été déplacées latéralement dans des directions opposées par un prisme réversible. Ils ont pu observer une adaptation liée à la couleur des cibles, et qu'un retour moteur était nécessaire pour observer des contrecoups de l'adaptation (« aftereffects »). Gandolfo et al. (Gandolfo et al., 1996) ont pu observer qu'un indice uniquement sensoriel, comme la couleur d'éclairage de la pièce d'expérimentation, n'était pas suffisant dans leur expérience d'adaptation de mouvements du bras à des champs de force transmis par une manette tenue par les sujets. Cependant, ils ont pu observer qu'utiliser comme indices des positions particulières de la main pour la saisie de la manette permettait aux sujets de choisir immédiatement la bonne loi de contrôle. Ainsi un changement des exigences musculaires nécessaires pour bouger la manette, après une association d'une perturbation à l'indice correspondant, permettait aux sujets d'exécuter des mouvements qui étaient adéquats pour cet environnement dès le premier essai.

On peut conclure de ces expériences que s'il est possible que des indices uniquement sensoriels permettent la mise en place d'une adaptation double après une longue période d'adaptation, les indices moteurs intrinsèques à la tâche facilitent et accélèrent le processus d'adaptation double.

Baev (Baev, 1997) a proposé un système de contrôle mettant en jeu un circuit liant le cortex cérébral, les ganglions de la base et le thalamus. Dans ce modèle, Baev prend en compte l'entrée d'informations complexes de contexte au niveau des ganglions de la base et du thalamus (Figure 4), ces informations de contexte pourraient correspondre aux indices sensori-moteurs utilisés dans les expériences d'adaptation double.



**Figure 4 :** Organisation fonctionnelle du circuit d'un système de contrôle proposé par Baev mettant en jeu le cortex cérébral, les ganglions de la base et le thalamus. Ce circuit est un système de contrôle qui contient un modèle de l'objet contrôlé (Baev, 1997).

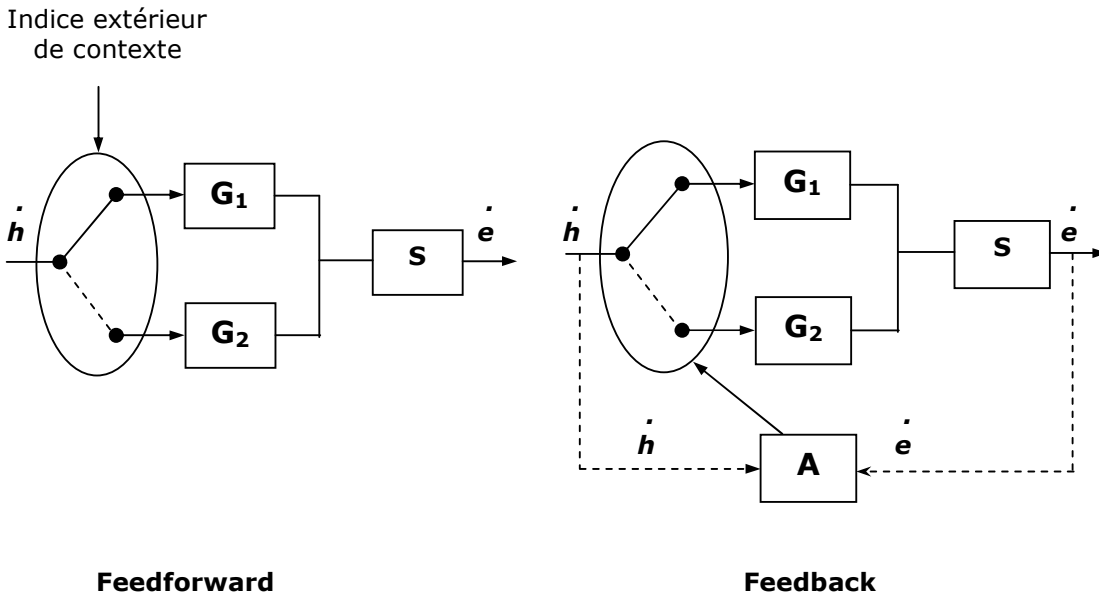
### **3.3. Modèles en « feedback » ou « feedforward »**

On a vu que l'utilisation d'indices de contexte faciliteraient l'adaptation double, mais on ne sait pas s'ils suffisent pour que se fasse le passage d'un certain paramétrage du modèle interne mis en jeu à un autre (« switching »). On peut proposer deux hypothèses, mentionnées par Post et Welch (Post and Welch, 1998). D'après eux, une première hypothèse serait que les indices externes peuvent servir comme des sortes de signaux d'avertissement et peuvent en principe permettre au mécanisme d'adaptation de faire le changement avant que le contexte visuel modifié ne soit effectivement présenté. Selon cette hypothèse, à partir d'un certain niveau d'adaptation, un changement des indices entraîneraient immédiatement, avant même l'exécution d'un mouvement (donc en « feedforward »), un changement du modèle interne utilisé. Une deuxième hypothèse serait qu'il est nécessaire d'avoir un retour (« feedback ») visuel et/ou proprioceptif-kinesthésique pour qu'il y ait une permutation vers le modèle interne alternatif. Dans ce cas il y aurait toujours un délai lors de la réalisation de la tâche avant que la bonne loi de contrôle, les bons paramètres du modèle interne soit choisis, quel que soit le niveau d'adaptation du sujet. Ainsi le sujet exécuterait le premier mouvement suivant le modèle interne du dernier essai, se rendrait compte de l'erreur par les signaux de retour sensoriel ou moteur, et à ce moment seulement le modèle interne alternatif serait utilisé.

Brown et al. (Brown et al., 2003) ont étudié l'adaptation à une gravité artificielle à haute vitesse de rotation. Nous avons vu que le réflexe vestibulo-oculaire pouvait être adapté d'une manière spécifique au contexte. Le système nerveux peut apprendre et stocker plus d'une loi de contrôle et mettre en jeu la loi adéquate. De la même manière que Post et Welch, Brown et al. proposent deux modèles possibles pour le passage d'une loi de contrôle à une autre, soit un système de contrôle en « feedback », soit par un système de contrôle en « feedforward ». Ces modèles sont présentés pour le cas du réflexe vestibulo-oculaire, où



des mouvements compensatoires des yeux sont effectués en réponse à un mouvement de la tête détecté par les canaux semi-circulaires et les organes otolithes (Figure 5).



**Figure 5 :** Adaptation double dépendante du contexte.  $G_1$  et  $G_2$  sont les deux lois de contrôles

correspondant aux deux situations possibles.  $\dot{h}$  = vitesse de la tête,  $\dot{e}$  = vitesse des yeux par rapport à la tête,  $S$  système moteur. 'Feedforward' : un indice externe de contexte ou condition environnementale permet de déterminer a priori quelle est la loi de contrôle appropriée. 'Feedback' : la commutation entre les lois de contrôle nécessite le retour d'un signal d'erreur ( $A$ ) entre les mouvements réels et attendus en réponse à la commande motrice exécutée (Brown et al., 2003).

Les résultats obtenus par Brown et al. sont plutôt en faveur du modèle en feedback. En effet, l'adaptation était faite sur trois jours, et chaque jour la première rotation de la tête donnait des résultats significativement différents des rotations suivantes. Cependant, la comparaison des premières rotations entre les trois jours montrait que l'illusion d'inclinaison était ressentie moins fortement les jours 2 et 3 que le premier jour.

Kramer et al. (Kramer et al., 1998) ont pu montrer à partir d'expériences d'adaptation du VOR que l'intégrateur neural qui transforme la commande en vitesse de l'œil en une commande positionnelle finale peut être modifié sélectivement et rapidement en fonctions des tâches demandées. Kramer et al. suggèrent que le flocculus cérébelleux, qui reçoit des informations afférentes sur les mouvements des yeux et de la tête, pourrait être la structure qui "reconnaîtrait" le contexte et qui ajusteraient la constante de temps de l'intégrateur neuronal grâce à ses projections vers le tronc cérébral. D'après Kramer et al., les hémisphères cérébraux pourraient aussi jouer un rôle dans l'apprentissage moteur lié au contexte. Il y a notamment des projections d'un certains nombres de régions cérébrales directement vers les noyaux vestibulaires. Dans le modèle mathématique proposé par Kramer et al. le passage d'un gain à l'autre se ferait en « feedforward » directement à partir de l'information de contexte.

Lewis et Tamargo (Lewis and Tamargo, 2001) ont pu observer que si des réponses de pointage chez le singe peuvent être adaptées différemment pour chaque œil, ce qui est une forme d'apprentissage moteur dépendant du contexte, cette capacité est perdue après des lésions focales de la partie dorsale du vermis cérébelleux et de la région paravermienne. Cela suggère que ces régions du cervelet sont nécessaires pour l'apprentissage ou le stockage de représentation multiples d'un mouvement, ou pour récupérer le programme moteur adéquat dans un contexte sensoriel donné.

#### **4. PROBLEMATIQUE, PARADIGME EXPERIMENTAL**

L'adaptation double à des conflits sensori-moteurs a été utilisée dans plusieurs tâches motrices telles que le réflexe vestibulo-oculaire, le pointage, le lancer de balles. Nous avons voulu étendre ce paradigme expérimental à une tâche de rotations actives du corps entier dans un axe vertical de manière à étudier si une double adaptation et un stockage de différentes configurations des modèles internes intervenant dans une telle tâche était possible. Par la suite, nous avons cherché à savoir quelle est l'influence des indices environnementaux dans une telle situation, si un retour moteur est nécessaire pour passer d'une configuration sensori-motrice à une autre, en résumé : est-on dans un modèle de type « feedback » ou « feedforward » ?

Afin d'apporter des éléments de réponse à cette problématique, nous avons mis au point un paradigme d'adaptation double pendant une navigation semi-active de trajets en réalité virtuelle. La perturbation imposée aux sujets consistait en des conflits sensoriels artificiels entre les informations visuelles et non-visuelles générés par un système de réalité virtuelle.

Dans une première partie nous avons cherché à savoir si l'adaptation à de tels conflits étaient possibles sur une assez courte durée, et, si oui, comment était-il possible de quantifier cette adaptation.

Dans une deuxième partie nous avons essayé d'obtenir des éléments de réponse en faveur de l'un ou l'autre des modèles proposés pour le passage d'une configuration sensori-motrice à une autre, c'est-à-dire en « feedback » ou en « feedforward ».

## **1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

### **1.1. La réalité virtuelle**

La réalité virtuelle est utilisée dans ces expériences dans le but d'avoir la possibilité de manipuler en partie les informations composant l'environnement des sujets. En effet dans les systèmes immersifs de réalité virtuelle que nous utilisons, l'environnement virtuel est perçu par le sujet par le biais d'un écran binoculaire ajusté à ses yeux grâce à un casque. Le système utilisé permet une interaction dynamique entre le sujet et l'environnement virtuel grâce à un dispositif de capteurs de mouvements réels et de réactualisation de l'image virtuelle en fonction de ces mouvements réels.

Bien que la qualité des environnements virtuels utilisés soit loin d'être parfaite –pour les visio-casques, le champ de vue stéréoscopique est restreint à une centaine de degrés en azimut et une trentaine en élévation et la finesse des pixels et le nombre de couleurs possibles sont bien en dessous des capacités de l'œil humain –, les mondes virtuelles offrent des interactions assez naturelles. Il est possible de naviguer dans des lieux imaginés ou copiés du réel en effectuant un certain nombre d'actions du monde réel. Cependant les mondes virtuels utilisés dans ces expériences sont simplifiés dans le but de limiter la complexité des systèmes mis en jeu.

### **1.2. Matériel et logiciel**

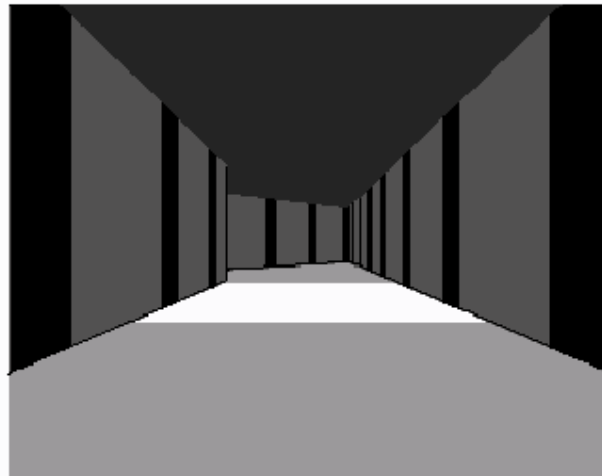
Un système de réalité virtuelle est un dispositif matériel et logiciel qui tente d'immerger un sujet dans un monde simulé par ordinateur, en offrant les interactions Homme-Machine les plus naturelles possibles. Le système de réalité virtuel utilisé pour ces expériences est composé:

- d'une station de travail Silicon Graphics™/ Indigo R4400 Extreme dédiée à la synthèse d'images et aux traitements de la réponse des capteurs, souris et équipement de contrôle
- du système Unix Silicon Graphics™/IRIX 6.2
- d'un casque avec display LCD (Kaiser Electro Optics' ProView™ 60, Carlsbad, CA) avec un champ monoculaire de vue de 48° par 36° (résolution totale 640x480) et alimenté à 30Hz
- d'un système magnétique (Flock of Birds, Burlington, VT) avec un rythme de rapport à 50Hz qui calcule l'orientation de la tête du sujet, dans un plan horizontal
- d'un traceur de mouvement électromagnétique (Ascension Technology Corporation)
- d'un générateur de l'image O2 (Silicon Graphics) qui enregistre la direction de la tête donnée par le traceur et transmet l'image correspondante au display, avec un rythme de réactualisation de 30Hz

- de deux logiciels développés par Matra et améliorés par Sreng Truong au LPPA: "worldesigner" utilisé pour créer de nouveaux environnements virtuels et "navigation" qui gère les paramètres d'interaction avec le monde virtuel.

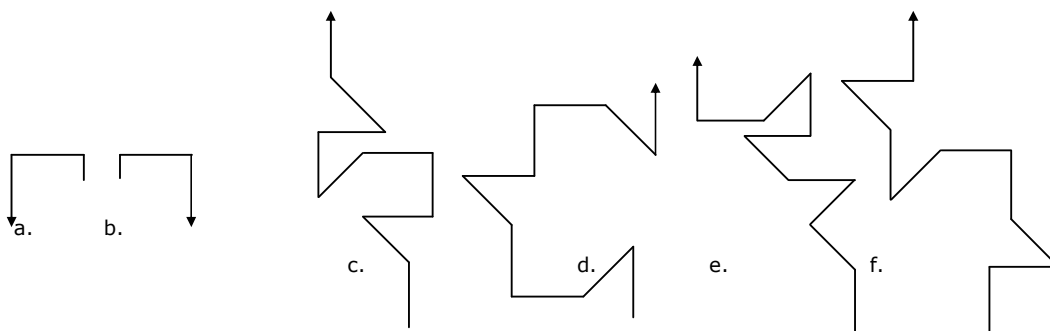
### **1.3. Le monde virtuel**

Le sujet navigue dans quatre couloirs virtuels composés de dix segments formant neuf angles dans un ordre aléatoire : 45, 90, 135 degrés, par série de trois. Le modèle graphique de couloir employé comporte un damier au sol, un plafond de couleur unique et des barres noires verticales placées régulièrement sur les murs, donnant une impression de profondeur (Figure 6). La longueur de chaque segment est constante ainsi que la largeur des couloirs.



**Figure 6:** Vue montrée aux sujets lors de l'approche d'un virage à 135° à gauche. Les couleurs du sol et du plafond ne changent pas d'un couloir à l'autre, par contre les bandes de couleur alternant avec les bandes noires sur les murs peuvent être vertes, rouges, ou bleues.

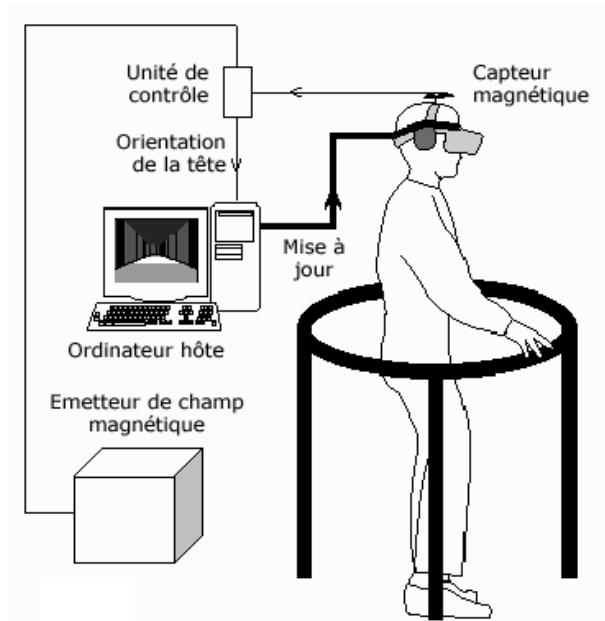
Les deux couloirs courts sont formés de trois segments formant deux angles de 90 degrés de même direction. Les deux derniers segments ont la même longueur que les segments utilisés dans la navigation. Le premier segment a une longueur quatre fois inférieure (Figure 7).



**Figure 7:** six couloirs pouvant être parcourus par les sujets. Deux couloirs courts formés de deux angles à 90°, et quatre couloirs longs formés de 9 angles, trois à 45°, trois à 90°, et trois à 135°.

#### **1.4. Contrôle des mouvements dans le monde virtuel**

Le sujet est debout dans un cerceau métallique de sécurité qui lui arrive à hauteur de la taille et porte le casque de réalité virtuelle. Lorsque le sujet tourne sur lui-même, la direction de sa tête dans le plan horizontal (donnée par le capteur situé sur le casque) est recueillie par la station. La rotation dans le monde virtuel est dirigée par la rotation du sujet dans le monde réel. Par contre, la translation dans le monde virtuel (à vitesse constante, dans la limite de la marche humaine, 1 m/s environ) est contrôlée par la station et ne correspond donc à aucun mouvement dans le monde réel. La combinaison de la rotation commandée par le sujet et de la translation commandée par la station permet au sujet de naviguer dans les couloirs virtuels, de manière « semi-active » (figure 8). Ce déplacement dans le monde virtuel s'apparente à un glissement étant donné qu'il n'y a pas d'oscillations de la hauteur de point de vue dans le monde virtuel. Par ailleurs, lorsqu'un sujet entre en collision avec un mur, il glissera contre celui-ci pour maintenir la vitesse de translation constante.



**Figure 8:** Installation expérimentale. La position du capteur dans le champ magnétique est transmise à l'unité de contrôle qui donne l'information à l'ordinateur hôte pour que les images fournies à l'écran soient mises à jour en fonction du mouvement de rotation de sujets. Les mouvements verticaux ou en translation horizontale ne sont pas pris en compte.

#### **1.5. Introduction des conflits sensoriels**

Deux angles sont pris en compte : l'angle de rotation du sujet dans le repère du monde réel ( $\mathbf{R}$ ) et l'angle de la même rotation dans le repère du monde virtuel ( $\mathbf{V}$ ). L'avantage de la réalité virtuelle est qu'elle permet de modifier des paramètres de l'environnement. Dans ces expériences, on introduit un conflit sensoriel entre les informations visuelles et idiothétiques (vestibulaires, proprioceptives, copies efférentes).

On peut écrire :  $g = \mathbf{R} / \mathbf{V}$ , où  $g$  est le gain du conflit entre les informations visuelles et les informations non-visuelles pour les rotations. Lorsque  $g$  vaut 1, la rotation dans le monde virtuel, perçue par le système visuel, est identique à la rotation dans le monde réel, perçue par les autres systèmes. Par contre, lorsque  $g$  est strictement supérieur à 1, une rotation dans le monde réel est suivie d'une rotation dans le monde virtuel d'amplitude inférieure. L'inverse se produit lorsque  $g$  est strictement inférieur à 1. Dans cette expérience, deux gains sont utilisés:

$$g=0.5 \quad V= 2 \times R$$

$$g=1.5 \quad V= 2/3 \times R \text{ (voir Tableau 1).}$$

Gain $g$	Angle dans le monde virtuel $\mathbf{V}$		
	<b>45°</b>	<b>90°</b>	<b>135°</b>
1.5	<b>R= 68.18°</b>	<b>R= 136.36°</b>	<b>R= 204.54°</b>
0.5	<b>R= 22.50°</b>	<b>R= 45.00°</b>	<b>R= 67.50°</b>

**Tableau 1:** Amplitude des rotations effectuées par les sujets dans le monde réel en fonction du gain et de l'angle des virages dans les couloirs virtuels.

## **2. PARTICIPANTS ET GROUPES EXPÉRIMENTAUX**

Dix-huit sujets ont participé à l'expérience. Tous ont entre 19 et 30 ans, et aucun d'eux n'a d'antécédent neurologique connu. Par ailleurs seuls des sujets peu ou pas sensibles au mal des transports ont été sélectionnés. Trois sujets ont malgré tout eu un début de mal des transports et ont arrêté l'expérience au bout de quelques navigations.

Un premier groupe de sujets ( $24.4 \pm 3.1$  ans, 3 femmes et 9 hommes) a passé une expérience où l'on séparait des sujets contrôles et exposés aux conflits. Un deuxième groupe a passé une expérience où tous les sujets étaient exposés aux trois gains ( $23.6 \pm 1.2$  ans, 3 femmes et 9 hommes).

## **3. PROCEDURE EXPERIMENTALE**

### **3.1. Déroulement de l'expérience**

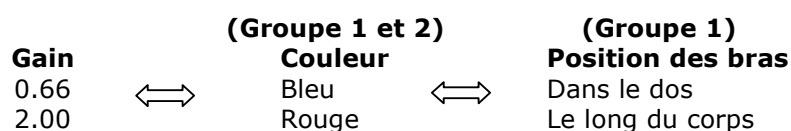
Avant le commencement de l'expérience, les sujets sont informés par l'expérimentateur de la procédure expérimentale. Ils devront naviguer dans des couloirs virtuels, la translation étant faite de manière passive, et les rotations de manière active. Il leur est demandé de toujours tourner en même temps le tronc et la tête lors des rotations, de rester le plus possible au milieu du couloir, et d'essayer de faire leur rotation au niveau d'un virage en une fois, c'est-à-dire avec un minimum de corrections, de manière aussi fluide que possible.

### **3.2. Conditions expérimentales**

Pour le groupe 1, les sujets peuvent mettre leurs bras dans deux positions possibles lors de la navigation:

- bras lâchés: les bras sont laissés pendant le long du corps
- bras derrière le dos: les mains sont jointes derrière le dos

Par ailleurs les murs des couloirs peuvent être de deux couleurs lors de l'adaptation : bleu ou rouge. Une condition est donc définie par une valeur de gain imposé, un indice moteur (position des bras) et un indice sensoriel (la couleur du couloir) pour le groupe 2 et seulement un indice sensoriel pour le groupe 2.



### **3.3. Protocole expérimental**

Pour chaque sujet, l'expérience comprend trois parties: une partie pré-test, une partie adaptation, et une partie post-test (tableau 2).

	<b>Groupe 1</b>		<b>Groupe 2</b>
	<i>Contrôle</i>	<i>Conflits</i>	
<b>Pre-test</b>	2 couloirs courts indices bras et couleur gain 1.0	2 couloirs courts indices bras et couleur gains 0.5 et 1.5 alternés	4 couloirs longs pas d'indices gain 1.0
<b>Adaptation</b>	12 couloirs longs indices bras et couleur gain 1.0	24 couloirs longs indices bras et couleur gains 0.5 et 1.5 alternés	24 couloirs longs indice couleur gains 0.5 et 1.5 alternés
<b>Post-test</b>	2 couloirs courts indices bras et couleur gain 1.0	2 couloirs courts indices bras et couleur gains 0.5 et 1.5	2 couloirs longs indice couleur gains 0.5 et 1.5 alternés

**Tableau 2 :** Récapitulatif des différentes conditions et du déroulement de l'expérience.

Les sujets du groupe 1 ont passé soit l'expérience contrôle, c'est-à-dire avec un gain 1.0 tout au long de l'expérience, mais des indices de contexte alternés, soit une expérience avec des situations de conflits sensori-moteurs avec des gains 0.5 et 1.5 et les indices associés alternés.

L'ordre des couloirs a été défini en séries des 4 couloirs, au cours desquelles chaque couloir est parcouru une fois, et cela dans un ordre aléatoire. Au final, le sujet parcourt 24 couloirs donc 6 fois chacun d'eux. Tous les 6 couloirs, les sujets font une pause qui dure environ 5 minutes. Au total l'expérience dure moins de deux heures.

## **4. ANALYSE DES DONNEES**

Capteur et logiciel permettent d'obtenir l'orientation et la position des sujets au cours du temps, avec un échantillonnage à environ 20 Hertz. Les données d'orientation sont transformées en vitesse angulaire par un programme créé par René Bertin du LPPA. Le filtre utilisé est un filtre Savitzky Golay d'ordre 4 et avec une largeur de masque de 22.

### **4.1. Nombre de corrections**

La première méthode utilisée pour analyser les données était d'évaluer pour chaque virage le nombre de corrections. Une correction correspond à un changement de sens de la

vitesse angulaire. Pour éliminer les bruits et les variations négligeables dues par exemple à des mouvements réduits de la tête des sujets, un seuil a été choisi à 5°/s, ce qui correspond à environ deux fois le seuil de perception du système vestibulaire (voir annexes pour un exemple de profils d'orientation et de vitesse pour un couloir).

L'étude du nombre de pics de vitesse a déjà été utilisée pour quantifier la fluidité des mouvements. Un nombre réduit de pics dans un profil de vitesse représente nombre réduit de périodes d'accélération et de décélération, conduisant à des mouvements plus fluides (Rohrer et al., 2002)

Des tests statistiques non paramétriques (Kruskal-Wallis, et Mann Whitney pour les tests post-hoc) et des régressions linéaires ont été utilisés pour étudier l'effet des divers paramètres de l'expérience. Une subdivision des résultats en trois groupes de même taille selon le gain, le nombre de virage ou le nombre de navigation a été faite. Ainsi les tests ont été lancés soit sur l'ensemble des navigations faites par les sujets au cours d'une expérience, soit en considérant les sous-groupes afin d'étudier l'évolution au cours de l'adaptation.

#### **4.2. Profil de vitesse**

Il a été proposé, notamment pour les mouvements du bras (Novak et al., 2003) que les mouvements pouvaient être décomposés en sous-mouvements correspondant aux ajustements et/ou corrections. Ainsi dans ces recherches mettant en jeu une rotation rapide d'une poignée avec la main, les mouvements comprenaient un mouvement primaire initial parfois suivi de sous-mouvements correctifs ajoutés quand le mouvement primaire était de trop grande ou trop petite amplitude. Les sous-mouvements peuvent être faits en même temps que le mouvement primaire -'overlapping'- ou bien après -'delayed'- . Quand le mouvement primaire est destiné à être exact, il n'est pas accompagné par un sous-mouvement de type 'delayed'. D'après Novak et al. les mouvements primaires exacts ont des caractéristiques cinématiques stéréotypiques qui ont été observées dans d'autres tâches de mouvements du bras : le mouvement est fluide et le profil de vitesse a une forme symétrique en cloche.

Fisher et al. (Fisher et al., 2000) ont pu observer que des patients ayant subi une attaque cérébrale sensorimotrice unilatérale faisaient des mouvements du bras moins précis que des sujets sains. Ces réponses moins précises peuvent être expliquées par un déficit dans la composante d'ajustement compensatoire du mouvement, et cela suggère un rôle des aires sensorimotrices dans la préparation et l'implémentation des actions correctrices lorsque les effets de l'action planifiée sont initiés.

Dans des situations où la cible est changée une fois que le mouvement est commencé (Flash and Henis, 1991), il a été observé qu'il n'y a pas une annulation du mouvement initialement prévu et l'élaboration d'un nouveau plan d'action, mais plutôt l'ajout d'un nouveau plan d'action au premier. D'après Flash et Henis, une implication de ce résultat est la possibilité d'une planification parallèle pour des mouvements élémentaires. Donc dans le

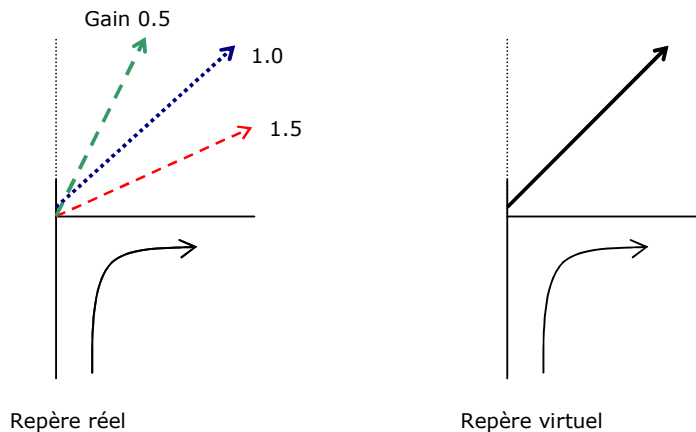


cas d'une exposition à un conflit sensoriel, les mouvements pourraient être décomposés en plusieurs commandes motrices ajoutées à celles d'un mouvement en condition normale.

Dans le but d'analyser les résultats dans une telle optique, nous avons essayé de décomposer les profils de vitesse en pics correspondant à des équations polynomiales d'ordre 4. Cependant cette méthode est très longue et difficile à automatiser, donc elle n'a pas été utilisée pour l'analyse complète des données. Elle peut cependant donner des indices sur l'interprétation des résultats des analyses du nombre de correction.

### **4.3. Pic de vitesse**

En partant de l'hypothèse ci-dessus selon laquelle il est possible de décomposer les mouvements suivant des pics de vitesse symétrique en forme de cloche, nous avons décidé d'analyser les pics de vitesse maximum. En effet on peut considérer qu'étant donné qu'un mouvement idéal est fait avec un seul pic de vitesse, lors de l'adaptation le pic maximum, par approximation le premier pic, correspond au mouvement que le sujet pense devoir faire. Selon une telle hypothèse l'instant du pic de vitesse correspond à l'instant où la moitié de la rotation a été parcourue (figure 7).



**Figure 9 :** Orientation idéale du sujet au pic de vitesse dans un virage à 90°. Dans le repère réel le sujet a parcouru 22.5, 45.0, ou 68.2° pour respectivement les gains 0.5, 1.0 et 1.5, ce qui correspond à une rotation de 45° dans le repère virtuel.

On peut calculer la rotation effectuée au moment du pic du vitesse dans le repère virtuel, en soustrayant l'orientation du segment précédant le couloir à l'orientation du sujet à l'instant du pic de vitesse. Soit D cette différence, la rotation effectuée dans le repère réelle est alors égale à :  $R_{1/2} = D / g$ . Dans l'idéal, le sujet doit avoir parcouru dans le monde virtuel un angle  $V_{1/2}$  égal à la moitié du virage. Le quotient  $R_{1/2} / V_{1/2}$  correspond à une valeur de gain, qui peut être considéré comme le gain interne du sujet, le gain d'adaptation,  $g_a$ . C'est cette de valeur  $g_a$  qui a été analysé au cours de l'adaptation, par les mêmes tests statistiques non-paramétriques que le nombre de corrections (Kruskal-Wallis et Mann-Whitney).

## RESULTATS

Les résultats du groupe 1 seront d'abord présentés, puis ceux du groupe 2. Dans les deux cas on aura analysé le nombre de corrections et les pics de vitesse des données.

### **1. GROUPE 1**

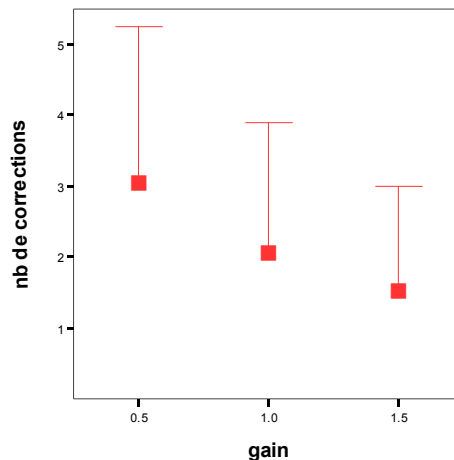
#### **1.1. Nombre de corrections**

##### **1.1.1. Influence du gain**

L'analyse du nombre de corrections donne les résultats suivant pour les trois conditions de gain (Tableau 3 et Figure 10).

Sujets	Contrôles	Conflits	
	(N=4)	0.5	1.5
Gain	1.0	0.5	1.5
Moyenne	2.07	3.06	1.53
Ecart-type	1.81	2.82	1.46

**Tableau 3:** Nombre de corrections du groupe 1, moyenne et écart-type de tous les sujets.

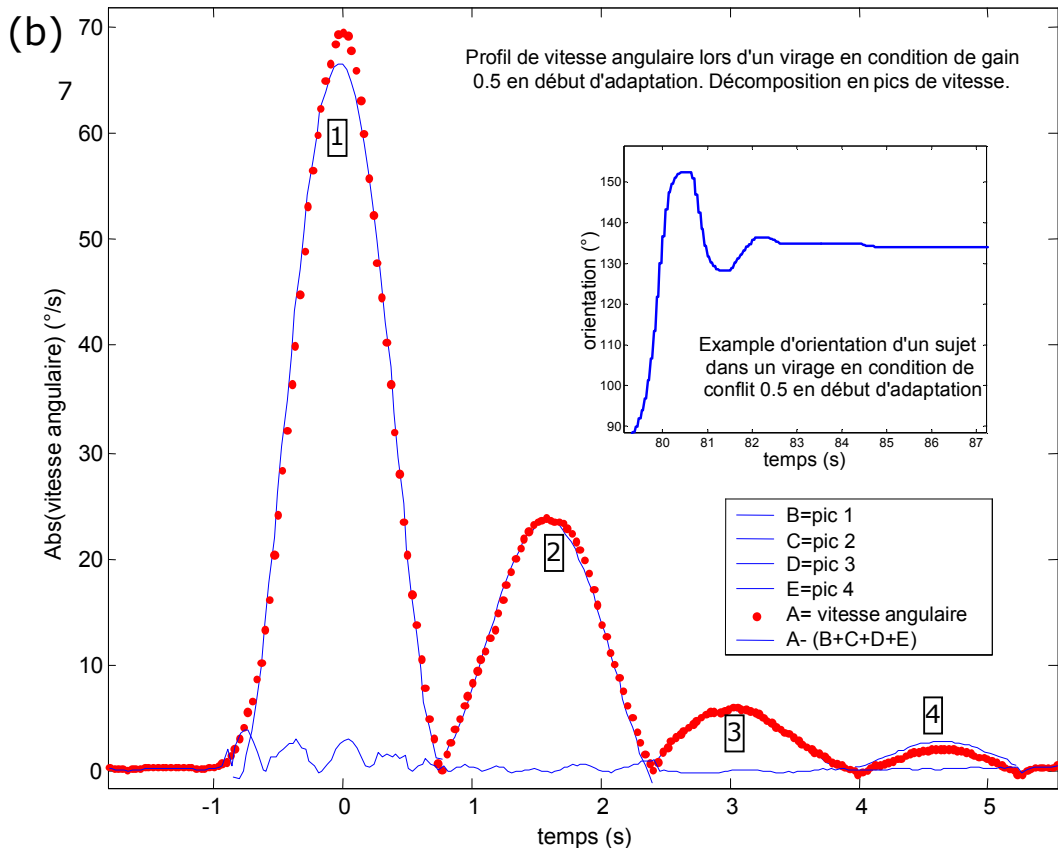
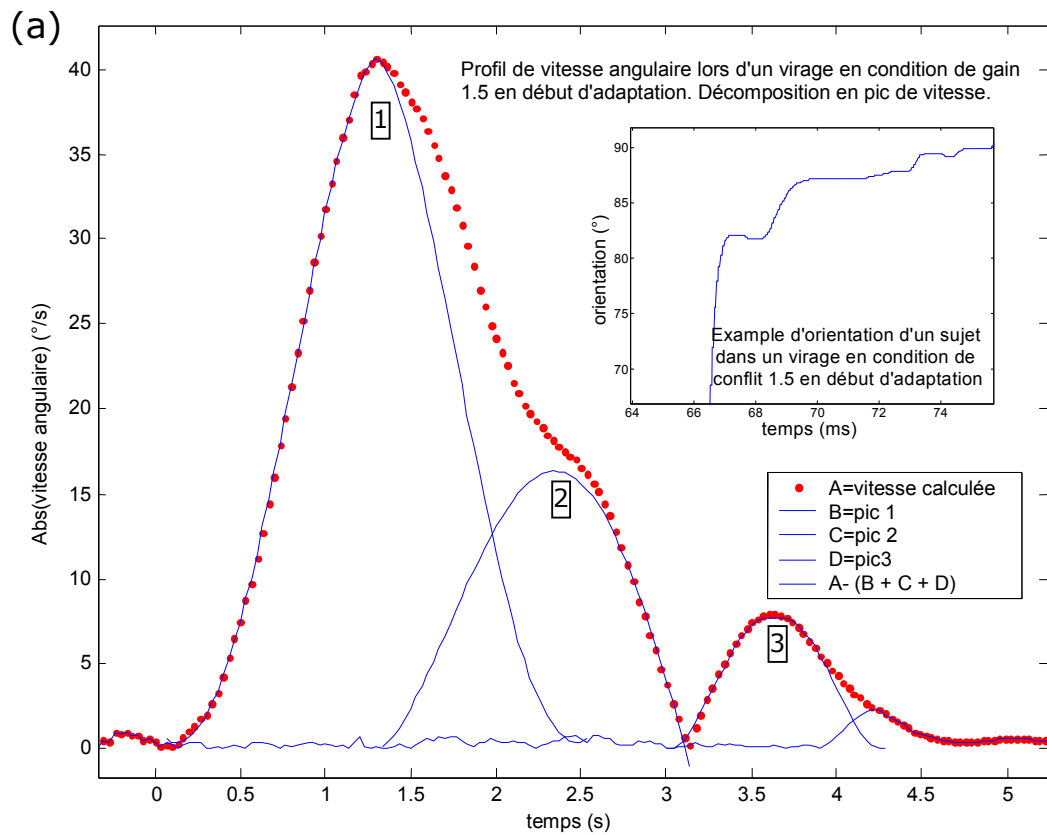


**Figure 10 :** Nombre de corrections (moyenne, écart type, tous les sujets) pour les trois conditions de gain.

Le test de Kruskal wallis montre que le nombre de corrections pour les trois groupes (gain 0.5, 1 et 2) est significativement différent ( $p < 0.01$ ). Des tests post-hoc (Mann-Whitney) montrent des différences significatives entre les groupes 0.5 et 1.0 ( $p < 0.01$ ) et 1.5 et 1.0 ( $p < 0.01$ ).

Le nombre de corrections faites par les sujets exposés aux conflits est donc significativement différents du nombre de corrections faites par les sujets contrôles, mais la situation de conflit n'entraîne pas une augmentation du nombre de corrections dans les deux situations, contrairement à ce à quoi nous nous attendions au départ.

Cependant la décomposition en pics du profil de vitesse angulaire lors d'une rotation dans les deux conditions de gain peut apporter des éléments d'explication à cette observation (Figure 11).



**Figure 11 :** Décomposition des profils de vitesse pour deux conditions de gain (a: 1.5, b: 0.5) pour un même sujet en début d'adaptation. En condition de gain 1.5 le sous-mouvement correspondant au pic 2 est de type "overlapping", tandis que l'on observe seulement des sous-mouvements de type "delayed" en condition de gain 0.5. Des exemples de profils d'orientation pour les deux gains montrent que typiquement il y a un dépassement en condition de gain 0.5, puis un retour dans le sens contraire, non observés dans la condition de gain 1.5.

Il semble donc qu'il y ait une différence entre les deux conditions de gain liés à la dynamique du mouvement pendant le conflit. En effet, en condition de gain 0.5 les sujets ont tendance à faire une rotation de trop grande amplitude et doivent donc faire des mouvements correctifs dans le sens contraire, i.e. la vitesse angulaire change de signe donc s'annule obligatoirement. Cela donne un sous-mouvement de type « delayed ». Dans la condition de gain 1.5, les sujets peuvent s'apercevoir au cours de la navigation que la rotation commencée est va être d'amplitude trop faible et un sous-mouvement correctif est alors lancé de manière à prolonger la rotation. Cela donne un sous-mouvement de type « overlapping ».

### 1.1.2. Influence du nombre de navigations

Les tests de Kruskal-Wallis montrent une différence entre les 3 groupes de navigation pour les gains 1.5 ( $p < 0.001$ ) et 1.0 ( $p < 0.05$ ). Les tests post-hoc Mann Whitney montrent que dans les deux cas il y a une différence significative entre les deux premiers groupes (gain 1.5 :  $p < 0.001$  et gain 1 :  $p < 0.01$ ) mais pas entre les deux derniers. Dans les deux cas il y a une diminution du nombre de corrections au cours l'adaptation (tableau 4).

Sujets	Contrôles (N=4)			Conflits (N=5)					
Gain	1.0			0.5			1.5		
Navigation	1-6	7-11	12-16	1-5	6-9	10-14	1-5	6-9	10-14
Moyenne	2.49	1.81	1.92	3.24	2.93	3.00	1.94	1.38	1.27
N	158	180	109	188	171	181	188	180	190
Ecart-type	2.07	1.60	1.63	2.40	1.99	2.12	1.72	1.28	1.25

**Tableau 4 :** Nombre moyen de corrections pour les 3 groupes de navigations et pour chaque gain.

Il est intéressant de regarder les résultats des trois premières navigations. Une régression linéaire peut être faite dans le cas du gain égal à 0.5 et on peut observer une diminution presque du tiers de la moyenne du nombre de corrections sur tous les sujets ( $F=9.357$ ,  $P < 0.001$ ,  $r^2 = 16\%$ ) tandis que pour les deux autres gains il n'y a pas de tendance significative.

On peut donc conclure de ces résultats qu'il y a dans les trois conditions de gain une diminution du nombre d'erreurs, mais cette diminution ne se fait pas au même moment, elle serait plus précoce dans le cas du gain 0.5 que dans celui des gains 1.0 et 1.5. Pour ces deux derniers gains, on pourrait penser que cette diminution marque une adaptation au système de réalité virtuelle, tandis que dans le cas du gain 0.5 cette diminution précoce pourrait être la marque d'une adaptation au conflit.

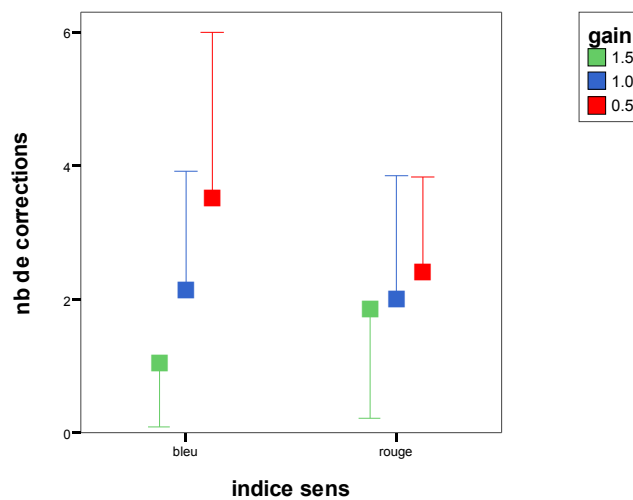
### 1.1.3 Influence du nombre de virages

En séparant les données suivant les trois groupes de navigation on peut observer qu'il n'y a pas d'effet des virages sauf pendant le premier groupe de navigation pour le gain 0.5 où l'on observe une diminution au cours de la progression dans un couloir (régression

linéaire,  $P < 0.001$ , pente :  $-0.21$ ,  $r^2 = 0.053$ ,  $F = 10.387$ ) ce qui correspond au résultat présenté précédemment selon lequel les sujets s'adaptent assez tôt à la situation de conflit 0.5 en réduisant leurs erreurs.

### 1.1.4 Autres paramètres

Il n'y a pas d'effet de l'amplitude de l'angle des virages, ni de l'orientation (droite-gauche) des virages, ni du type de couloir, ni de l'indice moteur, c'est-à-dire la position des bras. Par contre les tests de Mann-Whitney montrent une différence significative du nombre de corrections en fonction de l'indice sensoriel. Dans le détail, on peut observer qu'il y a une différence significative entre les 3 conditions de gain (Mann-Whitney  $P < 0.001$ ) pour l'indice sensoriel bleu. Pour l'indice sensoriel rouge il y a une différence entre gains 1.0 et 0.5 mais pas entre 1.0 et 1.5 (Figure 12).



**Figure 12 :** Nombre de correction (moyenne, écart-type, tous les sujets) en fonction de l'indice sensoriel (couleur des murs) pour les trois conditions de gain.

## 1.2. Etude des premiers pics de vitesse

### 1.2.1. Influence du gain

Des tests "One-Sample Kolmogorov-Smirnov" faits sur le  $g_a$  pour les trois conditions de gain montrent que les distributions sont significativement différentes d'une distribution Normale pour les gains 0.5 et 1.5 ( $P < 0.05$  et  $P < 0.01$  respectivement). Des tests non-paramétriques seront donc utilisés.

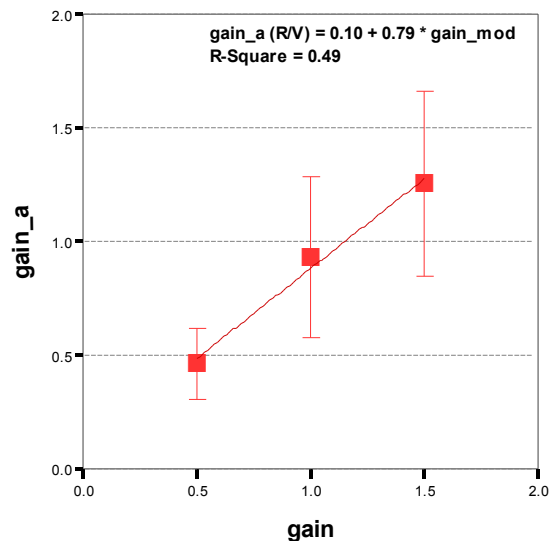
Les résultats de l'analyse des premiers pics de vitesse en fonction du gain sont présentés ci-dessous (tableau 4). Il y a une différence significative ( $P < 0.001$ ) entre le groupe contrôle et chacun des groupes conflits lorsque toutes les navigations sont prises en compte.

Sujets	Contrôles	Conflits	
Gain	1.0	0.5	1.5
Moyenne $g_a$	0.942	0.500	1.265
N	462	542	558
Ecart-type	0.389	0.183	0.421

**Tableau 4 :** gain interne  $g_a$  moyen calculé à partir des premiers pics de vitesse pour tous les sujets.

Une régression linéaire faite sur les données du troisième groupe de navigations, i.e. sur les dernières navigations de l'adaptation montre que les variations de  $g_a$  peuvent être expliquées par  $g$  de manière significative par l'équation :

$$g_a = 0.789 \times g + 0.097 \quad (F=541, P<0.001, r^2=49\%)$$

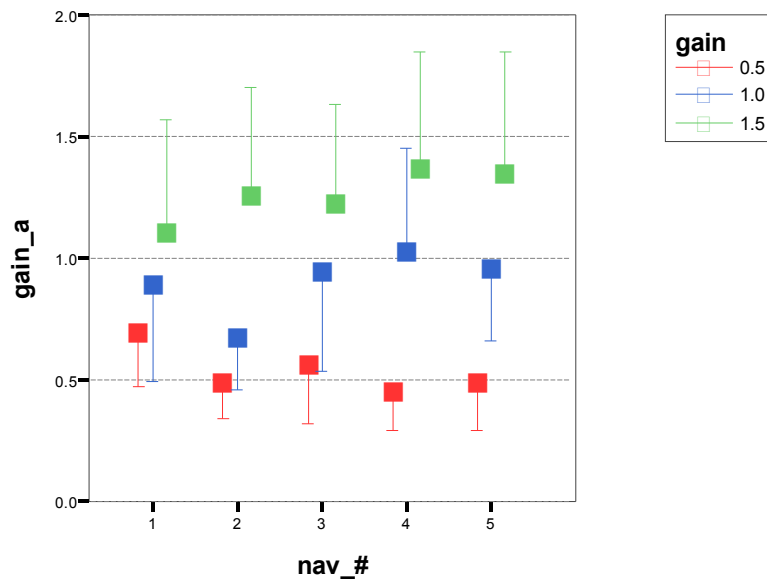


**Figure 13 :** Moyennes et écart types de  $g_a$  (gain calculé) en fonction de  $g$  (gain imposé) pour le troisième groupe de navigations. La droite représente la régression linéaire.

Cela montre qu'à la fin de l'adaptation les sujets exposés aux conflits adoptent les deux gains imposés, la validité de cette manière d'analyser les données étant confirmée par le résultat obtenu pour les sujets contrôles, un gain interne proche de 1.0 en moyenne. Cependant, on peut voir que pour la condition de gain 0.5 le gain interne d'adaptation est très proche du gain imposé, tandis que pour la condition de gain 1.5, le gain interne est à mi-chemin entre le gain normal 1.0 et le gain imposé 1.5. On peut rapprocher ces résultats de ce qui a été trouvé précédemment, à savoir qu'il semble que les sujets fassent moins de corrections assez rapidement dans la condition de gain 0.5 mais plus progressivement dans la condition de gain 1.5, et qu'ils s'adaptent donc mieux au gain 0.5 qu'au gain 1.5.

### 1.2.2 Influence du nombre de navigations

L'étude des variations du gain interne en fonction de la navigation montre que les différences sont significatives entre les trois conditions de gain à partir de la 2<sup>ème</sup> navigation (Mann-Whitney).



**Figure 14 :** Gain interne  $g_a$  (moyenne et écart-types, tous les sujets) en fonction de la navigation (1-5). A partir de la deuxième navigation, il y a une différence significative entre les 3 conditions de gain.

On peut observer que l'adaptation au gain 0.5 se fait très vite, dès la deuxième navigations, alors que l'adaptation au gain 1.5 semble se faire plus progressivement.

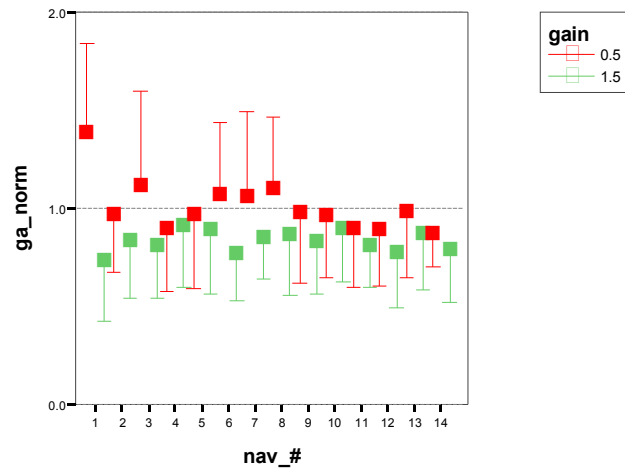
### 1.2.3 Influence du nombre de virages

Les tests de Mann-Whitney montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre le premier et le dernier virage pour le gain 1.0 (contrôles) quelque soit le groupe de navigation. On trouve la même chose pour le gain 1.5 cependant dans le premier groupe  $P=0.065$ , ce qui est proche du seuil de significativité. Dans la condition de gain 0.5 il y a une diminution significative dans le groupe 1 ( $P<0.05$ ) et une augmentation significative dans le groupe 3 ( $P<0.01$ ).

### 1.2.4 Normalisation des données

Dans le but de comparer plus précisément l'adaptation dans les deux conditions de gain, nous avons « normalisé » les données, c'est-à-dire que nous les avons divisée par le gain imposé. De telle manière le  $g_{aN}$  doit se rapprocher de 1.0 lors de l'adaptation.

On peut alors observer que les écart-types pour les deux conditions sont du même ordre, mais que l'adaptation semble plus rapide dans le cas du gain 0.5. Dans le cas du gain 1.5 le  $g_{aN}$  n'atteint jamais la valeur de 1.0. (figure 15, Tableau 5).



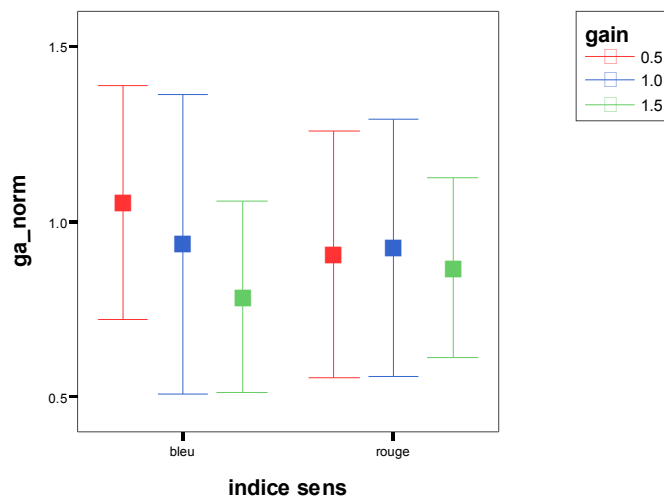
**Figure 15 :** Gain interne normalisé (moyenne, écart-type) en fonction de la navigation pour les sujets exposés aux conflits.

Sujets	Contrôles (N=4)		Conflits (N=5)	
	1.0		0.5	1.5
<b>G<sub>an</sub> Moyenne</b>	0.931		0.992	0.835
<b>Ecart-type</b>	0.397		0.348	0.267
<b>N</b>	352		302	370

**Tableau 5 :** Description du G<sub>an</sub> pour les 2 derniers groupes de navigations.

### 1.2.5 Autres paramètres

Aucun effet de l'amplitude de l'angle (45-90-135°), du côté du virage (droite-gauche), ou de l'indice moteur (bras dans le dos-sur le côté) n'est observé. Il n'y a aucune différence non plus entre les 4 couloirs de l'adaptation (couloirs longs). Par contre on observe une différence entre les deux indices sensoriels pour les situations de conflit (Mann-Whitney : gain 1.5,  $P < 0.01$  ; gain 0.5,  $P < 0.001$ ) (Figure 16).



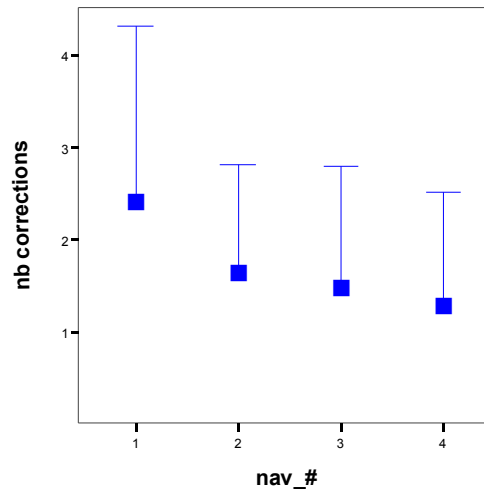
**Figure 16 :** Variation du g<sub>an</sub> (choisi pour des raisons de clarté) en fonction de l'indice sensoriel pour les trois conditions de gain et pour les 2 derniers groupes de navigation (moyenne, écart-type). Il y a une différence significative entre les deux indices sensoriels dans les conditions de conflit.



## **2. GROUPE 2**

### **2.1. Prétest**

Un des sujets faisaient en moyenne au moins deux corrections en plus que les autres sujets. Ses données n'ont pas été utilisées dans les analyses du nombre de correction. L'analyse du nombre de corrections montre qu'il y a une différence significative entre la première navigation et les trois suivantes (Mann-Whitney,  $P < 0.05$ ).



**Figure 17 :** Nombre de corrections (Moyenne et écart-type, 8 sujets/9) faites pendant les quatre navigations du prétest. Il y a une différence significative entre la première et la deuxième navigation.

L'analyse des pics de vitesse montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les gains internes des quatre navigations du pré-test lorsque l'on considère tous les sujets. L'ensemble des navigations donne une moyenne égale à 1.033 et un écart-type égal à 0.5184.

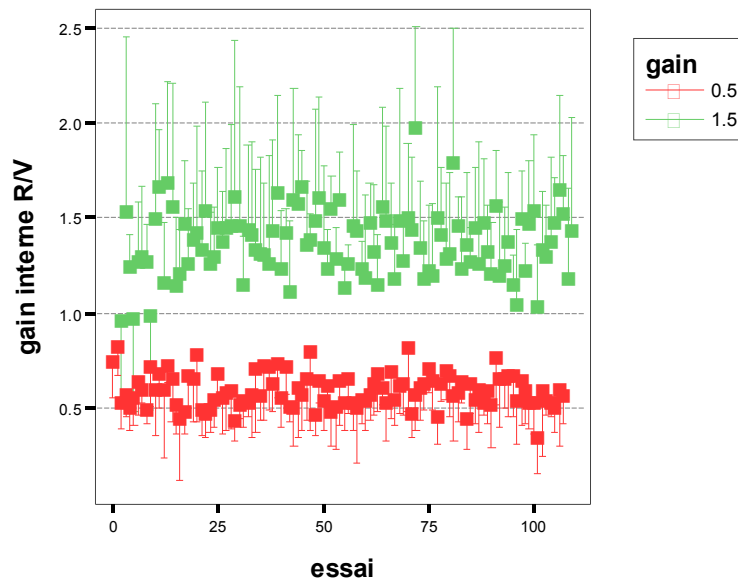
### **2.2. Adaptation**

#### **2.2.1. Pics de vitesse**

A partir des résultats du calcul des « gains internes » pour chaque navigation, on peut différencier deux groupes de sujets.

##### *Groupe A*

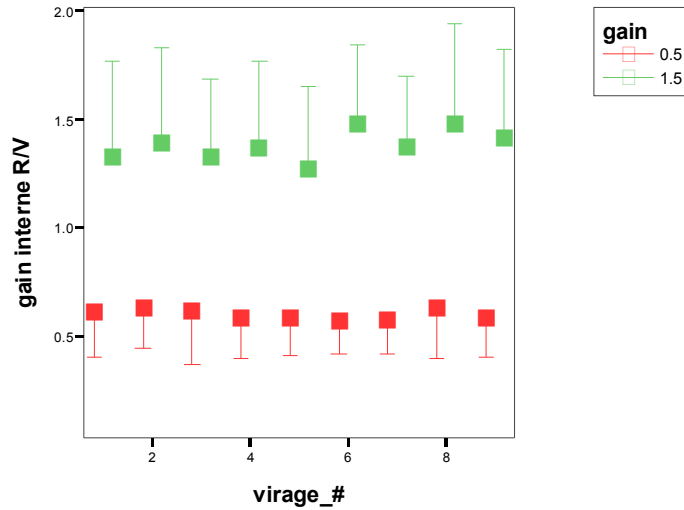
Un premier groupe de sujets (6/9), qu'on appellera le groupe A, montrent une différence nette entre les gains internes obtenus pour les deux conditions de gain. Si l'on représente sur un graphe tous les essais successifs pour ces six sujets on peut observer que les gains internes pour les deux conditions de gain imposés se séparent très vite et ne se mélangent plus.



**Figure 18 :** gain interne  $g_a$  (moyenne, écart-type) des sujets du groupe A en fonction du nombre d'essai, c'est-à-dire que tous les virages de toutes les navigations sont mis à la suite. Des régressions inverse montrent un effet significatif de l'essai sur le gain interne ( $g=0.5$  :  $P<0.05$ ,  $g_a = 0.586 + 0.158/\text{essai}$ ,  $r^2=0.009$ ,  $F= 5.49$  ;  $g=1.5$  :  $P<0.05$ ,  $g_a = 1.386 - 0.352/\text{essai}$ ,  $r^2=0.009$  ,  $F=6.00$ ).

Pour le gain 0.5 des régressions linéaires et quadratiques donnent un effet significatif du nombre de virage sur le gain interne (première navigation : linéaire :  $P<0.01$ ,  $g_a = 0.732 - 0.025 \times \text{vir}$ ,  $r^2=0.154$ ,  $F=9.45$  ; quadratique :  $P<0.01$ ,  $g_a = 0.849 - 0.089 \times \text{vir} + 0.006 \times \text{vir}^2$  ; deuxième navigation : linéaire :  $P<0.05$ ,  $g_a = 0.744 - 0.028 \times \text{vir}$ ,  $r^2 = 0.099$ ,  $F=5.70$  ; quadratique :  $P<0.05$ ,  $g_a = 0.652 + 0.022 \times \text{vir} - 0.005 \times \text{vir}^2$  ;  $r^2=0.115$ ,  $F=3.32$ ). Les régressions faites sur les navigations suivantes ne donnent pas de résultats significatifs. Pour le gain 1.5 il y a une augmentation du gain interne  $g_a$  même lors des deux derniers groupes de navigation. Une régression linéaire ou de puissance donne un effet significatif du virage sur le gain interne pour ces deux groupes.

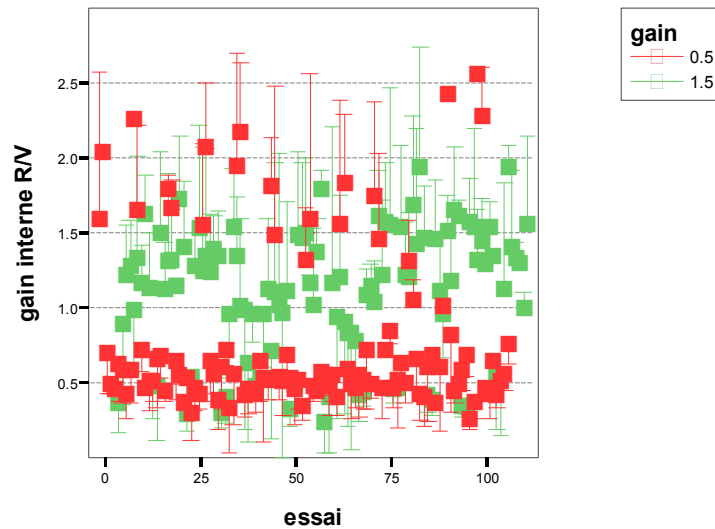
Si l'on considère les navigations 3-14, (figure 19) on peut voir que dès le premier virage le gain interne est proche du gain imposé. Cela serait plutôt en faveur d'un modèle en « feedforward », dans lequel les indices sensoriels de contexte suffisent à la sélection des bons paramètres du modèle interne, ici un gain de 0.5 ou 1.5 entre les informations vision et le reste des processus sensori-moteurs.



**Figure 19 :** Gain interne (moyenne écart-type) pour les deux conditions de conflit pendant les navigations 3-14 du groupe A.

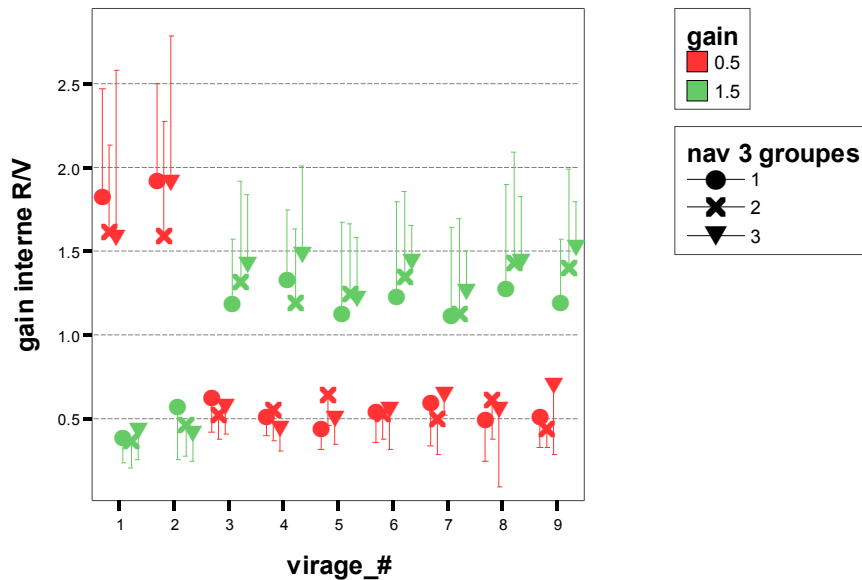
### *Groupe B*

Un deuxième groupe de sujets (3 sujets sur 9), groupe B, offre une distribution du gain interne totalement différente si par exemple on regarde la succession de tous les essais. Il n'y a pas de distinction nette sur l'ensemble des essais entre les deux conditions de conflit.



**Figure 20 :** Gain interne (moyenne, écart-type) en fonction des essais (tous les virages successifs pour chaque gain) pour les trois sujets du groupe B.

La séparation des données en trois groupes de navigation, et l'étude de la variation du gain interne en fonction des virages permet d'explicitier ce manque de distinction précise entre les deux conditions de conflit. On observe alors qu'en moyenne sur les trois sujets de ce groupe les deux premières navigation dans un couloir correspondent au gain imposé du couloir précédent (figure 21).



**Figure 21 :** Gain interne (moyenne, écart-type) pour les sujets du groupe A pour les 3 groupes de navigations ( 1 : navigations 1-4, 2: navigations 5-8, 3 : navigations 9-12) en fonction du nombre de virage. Pour le gain 0.5 il n’y pas de différence significative pour les virages 3-9 entre les 3 groupes de navigation. Pour le gain 1.5 un test de Mann-Whitney donne une valeur de P de 0.51, il y a une tendance à l’augmentation du gain interne au cours de trois navigations.

Le fait que les sujets du groupe B ne change de calibration de leur modèle interne seulement après deux virages laisse penser que le modèle mis en jeu n’est pas qu’un simple modèle en « feedforward ». Ces résultats se rapprocheraient plutôt de la théorie du modèle en « feedback », cependant un « feedback » simple n’expliquerait pas une telle dynamique.

On peut noter que les trois sujets du groupe B sont des individus sportifs, deux sont des hommes, et deux sujets sont frères et sœurs. Ces sujets semblent avoir été très peu sensible à la cinétose pendant l’expérience, alors que la plupart des sujets rapportaient de la fatigue, des maux de tête, ou une nausée légère. Cependant aucun test n’a été utilisé pour mesurer la cinétose, il est donc difficile de conclure sur ces observations.

### 2.2.2. Nombre de corrections

Là encore les résultats du sujet 11 sont écartés étant donné qu’ils diffèrent grandement des résultats des autres sujets (augmentation du nombre de corrections au cours de l’adaptation).

Comme pour le groupe 1, les sujets font plus de corrections en condition de gain 0.5 que 1.5, ce qu’on a pu expliquer par une différence dans la dynamique du mouvement dans de telles conditions.

Les sujets seront ici aussi séparés en les deux groupes A et B définis par l’analyse des pics de vitesse dans le but d’étudier les différences et similitudes entre les deux groupes. Lorsque l’on compare les variations du nombre de corrections en fonction des virages pour les trois groupes de navigations (1-4, 5-8, 9-12), on peut observer des différences dans la

penne des courbes pour les groupes A et B. De manière générale le groupe A montre une diminution du nombre de correction plus rapide pour les deux gains (voir annexe).

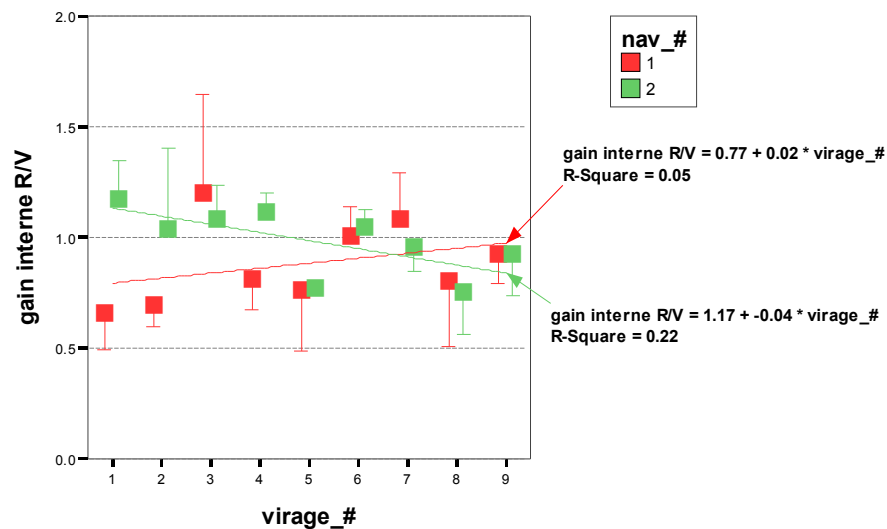
On pourrait alors penser que les sujets du groupe A s'adaptent donc mieux aux conflits, cependant au final le nombre moyen de corrections ne varie pas d'un groupe de sujets à l'autre dans les trois groupes de navigation. On pourrait quand même garder l'idée d'un processus adaptatif progressif mis en jeu dans le groupe A mais moins présent dans le groupe B.

## 2.3. Post-test

### 2.3.1. Analyse des pics de vitesse

#### Groupe A

Le groupe A est celui des sujets changeant de gain interne dès la première navigation. Les résultats du pré-test pour les trois sujets ayant commencé l'adaptation par le gain 0.5 sont présentés ci-dessous. Il y a une différence significative entre les gains internes des deux navigations pour les deux premiers virages ( $P < 0.05$ ) mais pas pour les sept derniers.



**Figure 22:** Gain interne  $g_a$  (moyenne, écart-type) pour les deux navigations du pré-test des 3 sujets du groupe A ayant commencé l'adaptation par le gain 0.5 en fonction des virages.

La première navigation correspond au contexte du gain 0.5, la deuxième au contexte de gain 1.5. Des régressions linéaires peuvent être faites pour les deux navigations et montrent un effet significatif des virages sur le gain interne de coefficient opposé entre les deux navigations ( $P < 0.001$ ).

Ces résultats, comme ceux de l'adaptation, sont en faveur d'un modèle en "feedforward", permettant l'adaptation au contexte, pour le groupe A.

### *Groupe B*

Les résultats du post-test des sujets du groupe B pour la même condition ne semblent pas donner d'informations intéressantes, aucune tendance ne peut être observée.

#### **2.3.2. Nombre de corrections**

Le nombre de corrections pour la phase de post-test ne diffère pas significativement du nombre de corrections que font les sujets à la fin du pré-test, même si l'on prend en compte seulement les deux premiers virages.

Le nombre de corrections est un indice peu utile dans ce cas-là, probablement car le nombre d'essais pour chaque situation est réduit.

## DISCUSSION

L'analyse des nombres de corrections est une méthode limitée, mais elle a permis ici de mettre en évidence la différence entre les deux conditions de conflits. En effet nous avons au départ fait l'hypothèse que le nombre de corrections faites par les sujets serait augmenté en situation de conflit par rapport à une situation contrôle, les sujets ayant du mal à exécuter des rotations adéquates dans les virages. Les résultats ont montré que c'était bien le cas pour la condition de gain 0.5, c'est-à-dire lorsque les sujets devaient tourner moins avec leur corps pour obtenir la même rotation dans le monde virtuel. Par contre, dans la situation de gain 1.5, c'est-à-dire quand les sujets devaient tourner plus avec leur corps pour obtenir la même rotation dans le monde virtuel, le nombre de corrections était diminué. Lorsque les sujets tournent dans une condition de gain 0.5, ils ont tendance à dépasser l'amplitude de rotation adéquate, et font alors une correction dans le sens contraire, qui est aussi de trop grande amplitude, et ce jusqu'à ce qu'ils arrivent à l'orientation requise pour être positionné correctement dans le couloir virtuel. Dans une condition de gain 1.5, les sujets peuvent se rendre compte au cours de leur rotation que celle-ci ne va pas être suffisante et peuvent continuer leur rotation jusqu'à atteindre l'orientation souhaitée.

La décomposition des mouvements en sous-mouvements, discutée notamment par Novak et al. (Novak et al., 2003), permet de décrire les différences de la dynamique du mouvement entre les deux conditions de conflit en termes de sous-mouvements. En effet, on a pu décomposer les profils de vitesse d'un sujet en début d'adaptation en pics de vitesse simples, décrits par des équations polynomiales d'ordre 4. Les résultats de cette décomposition montre qu'un sujet en condition de gain 0.5 utilisera des sous-mouvements de type delayed, c'est-à-dire déclenché après la fin du premier sous-mouvement, tandis qu'un sujet en condition de gain 1.5 utilisera aussi en jeu des sous-mouvements de type « overlapping » dont la commande motrice est envoyée avant la fin du premier sous-mouvement. Etudier en détail pour tous les sujets et tous les essais les décompositions possibles des profils de vitesse angulaire au cours des rotations dans les virages permettraient sans doute, à partir des résultats sur le nombre de sous-mouvements, leur type et leur amplitude, d'obtenir des informations intéressantes sur l'évolution de la dynamique motrice au cours de l'adaptation.

Les théories sur la décomposition des mouvements en sous-mouvements suggère que pour un mouvement idéal, le profil de vitesse est composé d'un seul pic en cloche, symétrique. A partir de l'hypothèse selon laquelle le premier pic représente la première intention de mouvement du sujet, nous avons analysé l'orientation des sujets à l'instant du pic maximal, qui correspondraient à la moitié de la rotation voulue. Par un calcul rapide nous avons transformé cette donnée en une valeur de gain, qui représenterait le gain interne utilisé par les modèles internes sensori-moteurs.

Les résultats du nombre de correction et de l'analyse des pics de vitesse semblent montrer que la différence entre les deux conditions de conflit se retrouvent au niveau de

l'adaptation. En effet il semble que l'adaptation au gain 0.5 soit plus rapide et meilleure, au sens où le gain interne se rapproche plus du gain imposé que dans la condition de gain 1.5. Ces résultats seraient à rapprocher de ceux de Seidler et al. (Seidler et al., 2001) qui, dans une étude d'adaptation double d'une tâche de pointage du bras avec retour visuel via un écran, ont trouvé que l'association au contexte se faisait dans la condition de gain du retour visuel de 0.5, i.e. quand le mouvement présenté à l'écran était la moitié de celui fait par les sujets, mais pas dans la condition de gain 1.5. Ici il semble toutefois que l'adaptation double ait bien eut lieu, mais qu'aucune des hypothèses sur l'utilisation des indices ne puissent directement expliquer les résultats.

En effet deux types de sujets ont pu être différenciés. Un groupe de sujets, après une rapide adaptation, passait d'un gain interne à l'autre avant même le premier virage, ce qui est en faveur du modèle en « feedforward » (Brown et al., 2003), selon lequel le gain adéquat est sélectionné dès que les indices sensoriels ou moteurs permettent de déterminer le contexte. Un autre groupe de sujets conservait le gain interne du couloir précédent pendant les deux premières navigation, puis passaient au gain adéquat. Ceci serait plutôt en faveur d'un modèle en « feedback » excepté qu'il ne semble pas être suffisant car dans un tel modèle le passage se ferait dès le premier retour sensori-moteur, et non pas après deux rotations.

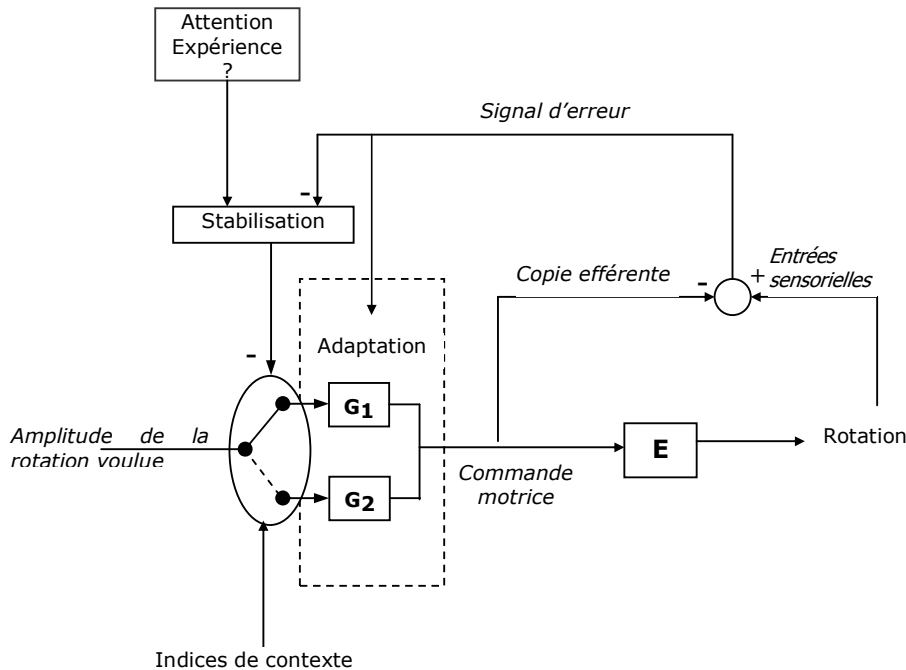
Il semblerait donc nécessaire d'une part de faire une simulation informatique des modèles en « feedforward » et « feedback » pour pouvoir les comparer aux résultats obtenus, d'autre part d'essayer de trouver des modèles alternatifs prenant peut-être en compte un processus de stabilisation des paramètres du modèle interne, qui pourraient varier selon les sujets.

En effet il semble possible d'expliquer le retard du passage d'un gain à l'autre chez certains sujets par la présence d'un processus qui stabiliserait le modèle interne utilisé à un moment donné, et dont l'influence serait réduite par exemple par des erreurs répétées.

Ce processus serait parallèle au processus d'adaptation qui permet la recalibration des paramètres du modèle interne, ici du gain. L'adaptation semble ici très rapide, en particulier pour le gain 0.5, et les deux gains internes sont stockés, ainsi que leur association à un contexte particulier.

Certains sujets pourraient avoir un module de stabilisation résistant plus longtemps à des signaux d'erreur que d'autres. Ou encore certains sujets pourraient avoir un module de stabilisation peu puissant et se baseraient alors sur les indices sensoriels pour une sélection directe du paramètre de gain adéquat (figure 23).





**Figure 23 :** Proposition d'un modèle schématique prenant en compte un processus de stabilisation des paramètres du modèle interne. (G1, G2 : gains, E : effecteurs moteurs).

Les variations de la force du processus de stabilisation pourraient être expliquées par des différences d'expérience de contrôle sensori-moteur, par exemple entre des sportifs et des non-sportifs, ou des différences d'attention à la tâche demandée.

En effet l'attention semble d'une grande importance dans la résolution de conflits. Un certain nombre d'études ont été faites sur notamment le rôle du cortex cingulaire antérieur, qui aurait un rôle d'évaluation des conflits. Le signal formé semble avoir un effet d'augmentation de l'attention, notamment en liaison avec le cortex préfrontal dorsolatéral (Botvinick et al., 2001; van Veen et al., 2001). Pour étudier le rôle de l'attention dans l'adaptation double et le passage d'une configuration du modèle interne à une autre il serait par exemple utile de demander aux sujets de compter ou de répéter des chiffres de manière à mobiliser leur attention.

Les expériences mises en jeu dans cette étude avaient des limites notamment au niveau de la différence marquée entre les deux conditions de gain. Il serait intéressant de faire une adaptation double à deux gains inférieurs à un. Cependant l'adaptation serait sans doute plus longue étant donné que les gains seraient plus proches. Par ailleurs les mouvements de rotation du corps entier mis en jeu ici ne sont pas des mouvements naturels pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les sujets doivent tourner sur eux-mêmes, ce qui est rare en condition écologique, il y a normalement une composante de locomotion en translation qui est mise en jeu. D'autre part, étant donné que le capteur de position est sur le casque de réalité virtuelle, donc sur la tête des sujets, les rotations doivent être faites tête et tronc liés, alors qu'en condition normale les individus tournent d'abord la tête puis le reste

du corps. Rien ne permettait de vérifier que les sujets ne faisaient pas les mouvements de la tête avant de faire suivre le corps, ou parfois, pour des corrections de faible amplitude, ne bougeaient pas uniquement la tête. Il aurait peut-être été nécessaire de faire porter une minerve aux sujets, mais l'expérience étant déjà assez contraignante, cela aurait peut-être eu un effet négatif sur la performance des sujets. L'idéal serait d'avoir un capteur supplémentaire sur le torse, ce qui permettrait aux sujets d'explorer les couloirs virtuels en bougeant la tête, tout en fournissant à l'expérimentateur une mesure des rotations du corps seulement directement. Enfin l'indice sensoriel de couleur des murs a semblé suffire aux sujets pour l'adaptation double, mais il serait peut-être intéressant de faire des expériences mettant en jeu des indices moins saillants. La position des bras n'a pas semblé être un indice particulièrement utile aux sujets, peut-être parce qu'il n'a qu'une influence faible sur le contrôle moteur des rotations du corps.

En conclusion, il apparaît que l'adaptation double à des conflits entre les informations visuelles et idiothétiques est possible pour des rotations actives du corps entier. Cette adaptation semble rapide, mais elle varie selon le type de conflit imposé. L'utilisation des indices de contexte ne semble pas pouvoir être expliquées par des modèles simples en « feedforward » ou « feedback ». Il serait nécessaire d'ajouter à ces modèles des processus supplémentaires, comme par exemple un facteur de stabilisation du modèle interne sélectionné pour expliquer les variations entre les sujets.

## CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons utilisé un paradigme d'adaptation double en réalité virtuelle, mettant en jeu une alternance répétée entre deux conditions de conflits sensoriels entre les informations visuelles et idiothétiques. Ce paradigme nous a permis de montrer la possibilité de stockage de deux configurations possibles des modèles internes mis en jeu dans la rotation du corps entier. L'adaptation à des conflits sensori-moteurs semble toutefois varier selon le type de conflit auquel les sujets sont exposés, et cela serait lié à la dynamique même des mouvements de correction effectué selon que l'on a dépassé la cible ou que l'on ne la pas atteinte.

Le processus permettant le passage d'une configuration à une autre des modèles internes semblent varier selon les sujets. Des modèles simples en « feedback » ou en « feedforward » ne semblent pas suffire pour expliquer les résultats obtenus. Certains sujets semblent pouvoir sélectionner la configuration adéquate dès le changement d'environnement, d'autres ne changent de configuration qu'après la réalisation incorrecte de deux mouvements.

Nous avons proposé l'existence d'un facteur de stabilisation de la configuration des modèles internes mise en jeu à un instant donné, qui entraînerait un délai dans le passage d'une configuration à une autre lorsque le contexte environnemental est changé. Un tel facteur pourrait être implémenté dans le cerveau par différents types de connexions. Il pourrait y avoir une forte inhibition réciproque entre les deux configurations, des boucles de rétroaction positive au sein de chacune des configurations, ou bien encore une boucle de rétroaction négative au niveau du module qui permet le passage d'une configuration à une autre, ou « switch ». Une fois que le choix a été fait, ce module est inhibé de manière à ce qu'il ne change pas de nouveau immédiatement de configuration. Dans toutes ces situations, un signal d'erreur ou de conflit répété inhiberait ces boucles pour permettre le changement de configuration.

Le cervelet est une région qui a un rôle important dans l'adaptation et pourrait être le lieu de localisation des différentes configurations de modèles internes apprises lors d'un paradigme d'adaptation double. L'adaptation est mise en jeu lorsqu'il y a des conflits sensori-moteurs, par exemple lorsque les informations provenant du système vestibulaire sont différentes de celles apportées par le système visuel. Des recherches sur le cortex cingulaire antérieur ont pu montrer qu'il avait un rôle de détection des conflits, et qu'il faisait partie d'un circuit impliqué dans l'attention avec le cortex préfrontal dorsolatéral. On pourrait donc penser que lorsqu'un sujet est exposé à un conflit pour la première fois, en parallèle à l'action du cervelet, le cortex cingulaire antérieur évalue ce conflit, et un signal est envoyé au cortex préfrontal dorsolatéral dans le but d'augmenter l'attention portée sur une certaine tâche. Au fur et à mesure de l'adaptation, le conflit diminue, et le cervelet devient le principal acteur de l'adaptation et la réadaptation à différents contextes environnementaux. Les commentaires des sujets à différentes étapes de l'expérience ont montré qu'après une

période où leur attention était requise, les sujets commençaient à s'ennuyer et à trouver la tâche fastidieuse, et l'on pourrait lier ces observations au fait que la tâche devenait plus automatique.

Il serait donc intéressant de monter des paradigmes permettant de voir le lien entre l'attention et la capacité des sujets à s'adapter de manière dépendante au contexte à deux conflits sensoriels. Il est cependant important de différencier attention et conscience, puisque si dans cette expérience, contrairement à un grand nombre d'autres expériences d'adaptation simple ou double, la plupart des sujets ont pris conscience des conflits, ceux qui ne s'en sont pas rendu compte n'ont pas donné des résultats différents des autres.

## BIBLIOGRAPHIE

- Baev KV (1997) Highest level automatisms in the nervous system: a theory of functional principles underlying the highest forms of brain function. *Prog Neurobiol* 51: 129-166.
- Berthoz A, Viaud-Delmon I (1999) Multisensory integration in spatial orientation. *Curr Opin Neurobiol* 9: 708-712.
- Botvinick MM, Braver TS, Barch DM, Carter CS, Cohen JD (2001) Conflict monitoring and cognitive control. *Psychol Rev* 108: 624-652.
- Bourdin C, Gauthier G, Blouin J, Vercher JL (2001) Visual feedback of the moving arm allows complete adaptation of pointing movements to centrifugal and Coriolis forces in human subjects. *Neurosci Lett* 301: 25-28.
- Brandt T, Bartenstein P, Janek A, Dieterich M (1998) Reciprocal inhibitory visual-vestibular interaction. Visual motion stimulation deactivates the parieto-insular vestibular cortex. *Brain* 121 ( Pt 9): 1749-1758.
- Brown, E. L., Hecht, H., and Young, L. R. Sensorimotor aspects of high-speed artificial gravity: I. Visual-vestibular conflict in context-specific adaptation. *J Vestib.Res* . 2003. Ref Type: In Press
- de Rugy A, Montagne G, Buekers MJ, Laurent M (2001) Spatially constrained locomotion under informational conflict. *Behav Brain Res* 123: 11-15.
- Denise P, Etard O, Zupan L, Darlot C (1996) Motion sickness during off-vertical axis rotation: prediction by a model of sensory interactions and correlation with other forms of motion sickness. *Neurosci Lett* 203: 183-186.
- Donderi DC, Jolicoeur P, Berg I, Grimes R (1985) A color-contingent prism displacement aftereffect. *Perception* 14: 691-709.
- Droulez J, Cornilleau-Pérès V (1993) Application of the coherence scheme to the multisensory fusion problem. In: *Multisensory Control of Movement* (Berthoz A, ed), pp 485-499. Oxford: Oxford University Press.
- Durgin FH, Pelah A (1999) Visuomotor adaptation without vision? *Exp Brain Res* 127: 12-18.
- Ernst MO, Banks MS (2002) Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415: 429-433.
- Fisher BE, Winstein CJ, Velicki MR (2000) Deficits in compensatory trajectory adjustments after unilateral sensorimotor stroke. *Exp Brain Res* 132: 328-344.
- Flash T, Henis E (1991) Arm trajectory modifications during reaching towards visual targets. *J Cog Neurosci* 3: 220-230.
- Gandolfo F, Mussa-Ivaldi FA, Bizzi E (1996) Motor learning by field approximation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93: 3843-3846.
- Gordon CR, Fletcher WA, Melvill JG, Block EW (1995) Adaptive plasticity in the control of locomotor trajectory. *Exp Brain Res* 102: 540-545.
- Harris CS (1963) Adaptation to displaced vision: Visual motor or proprioceptive change ? *Science* 140: 812-813.

- Hillis JM, Ernst MO, Banks MS, Landy MS (2002) Combining sensory information: mandatory fusion within, but not between, senses. *Science* 298: 1627-1630.
- Ito M (2002) Historical review of the significance of the cerebellum and the role of Purkinje cells in motor learning. *Ann N Y Acad Sci* 978: 273-288.
- Ivanenko YP, Viaud-Delmon I, Siegler I, Israel I, Berthoz A (1998) The vestibulo-ocular reflex and angular displacement perception in darkness in humans: adaptation to a virtual environment. *Neurosci Lett* 241: 167-170.
- Jakobson LS, Goodale MA (1989) Trajectories of reaches to prismatically-displaced targets: evidence for "automatic" visuomotor recalibration. *Exp Brain Res* 78: 575-587.
- Karniel A, Mussa-Ivaldi FA (2002) Does the motor control system use multiple models and context switching to cope with a variable environment? *Exp Brain Res* 143: 520-524.
- Kawato M, Gomi H (1992) The cerebellum and VOR/OKR learning models. *Trends Neurosci* 15: 445-453.
- Kramer PD, Shelhamer M, Peng GC, Zee DS (1998) Context-specific short-term adaptation of the phase of the vestibulo-ocular reflex. *Exp Brain Res* 120: 184-192.
- Lambrey, S. and Berthoz, A. Combinaison of conflicting visual and non-visual information for estimating actively performed body turns in virtual reality. *International Journal of Psychophysiology* 2003.  
Ref Type: In Press
- Lambrey S, Viaud-Delmon I, Berthoz A (2002) Influence of a sensorimotor conflict on the memorization of a path traveled in virtual reality. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 177-186.
- Lewis RF, Tamargo RJ (2001) Cerebellar lesions impair context-dependent adaptation of reaching movements in primates. *Exp Brain Res* 138: 263-267.
- Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996a) Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain* 119 ( Pt 4): 1183-1198.
- Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996b) Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze-throw calibrations. *Brain* 119 ( Pt 4): 1199-1211.
- Novak KE, Miller LE, Houk JC (2003) Features of motor performance that drive adaptation in rapid hand movements. *Exp Brain Res* 148: 388-400.
- Post RB, Welch RB (1998) Dual adaptation of apparent concomitant motion contingent on head rotation frequency. *Percept Psychophys* 60: 821-825.
- Rohrer B, Fasoli S, Krebs HI, Hughes R, Volpe B, Frontera WR, Stein J, Hogan N (2002) Movement smoothness changes during stroke recovery. *J Neurosci* 22: 8297-8304.
- Seidler RD, Bloomberg JJ, Stelmach GE (2001) Context-dependent arm pointing adaptation. *Behav Brain Res* 119: 155-166.
- Shelhamer M, Robinson DA, Tan HS (1992) Context-specific adaptation of the gain of the vestibulo-ocular reflex in humans. *J Vestib Res* 2: 89-96.
- Siegler I, Viaud-Delmon I, Israel I, Berthoz A (2000) Self-motion perception during a sequence of whole-body rotations in darkness. *Exp Brain Res* 134: 66-73.

Telban RJ, Cardullo FM (2001) An Integrated Model of Human Perception with Visual-Vestibular Interaction. AIAA 4249.

Tiliket C, Shelhamer M, Tan HS, Zee DS (1993) Adaptation of the vestibulo-ocular reflex with the head in different orientations and positions relative to the axis of body rotation. *J Vestib Res* 3: 181-195.

van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ (1999) Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 81: 1355-1364.

van Veen V, Cohen JD, Botvinick MM, Stenger VA, Carter CS (2001) Anterior cingulate cortex, conflict monitoring, and levels of processing. *Neuroimage* 14: 1302-1308.

Viaud-Delmon I, Ivanenko YP, Berthoz A, Jouvent R (2000) Adaptation as a sensorial profile in trait anxiety: a study with virtual reality. *J Anxiety Disord* 14: 583-601.

von Hofsten C, Rosblad B (1988) The integration of sensory information in the development of precise manual pointing. *Neuropsychologia* 26: 805-821.

Warwick-Evans LA, Symons N, Fitch T, Burrows L (1998) Evaluating sensory conflict and postural instability. *Theories of motion sickness. Brain Res Bull* 47: 465-469.

Weber KD, Fletcher WA, Gordon CR, Melvill JG, Block EW (1998) Motor learning in the "podokinetic" system and its role in spatial orientation during locomotion. *Exp Brain Res* 120: 377-385.

Welch RB, Bridgeman B, Anand S, Browman KE (1993) Alternating prism exposure causes dual adaptation and generalization to a novel displacement. *Percept Psychophys* 54: 195-204.

Welch RB, Bridgeman B, Williams JA, Semmler R (1998) Dual adaptation and adaptive generalization of the human vestibulo-ocular reflex. *Percept Psychophys* 60: 1415-1425.

Young LR (1979) Visual vestibular interaction. In: *Posture and movement* (Talbot RE, Humphreys DR, eds), pp 177-188. New York: Raven Press.

Zacharias GL, Young LR (1981) Influence of combined visual and vestibular cues on human perception and control of horizontal rotation. *Exp Brain Res* 41: 159-171.

Zugaro MB, Tabuchi E, Wiener SI (2000) Influence of conflicting visual, inertial and substratal cues on head direction cell activity. *Exp Brain Res* 133: 198-208.